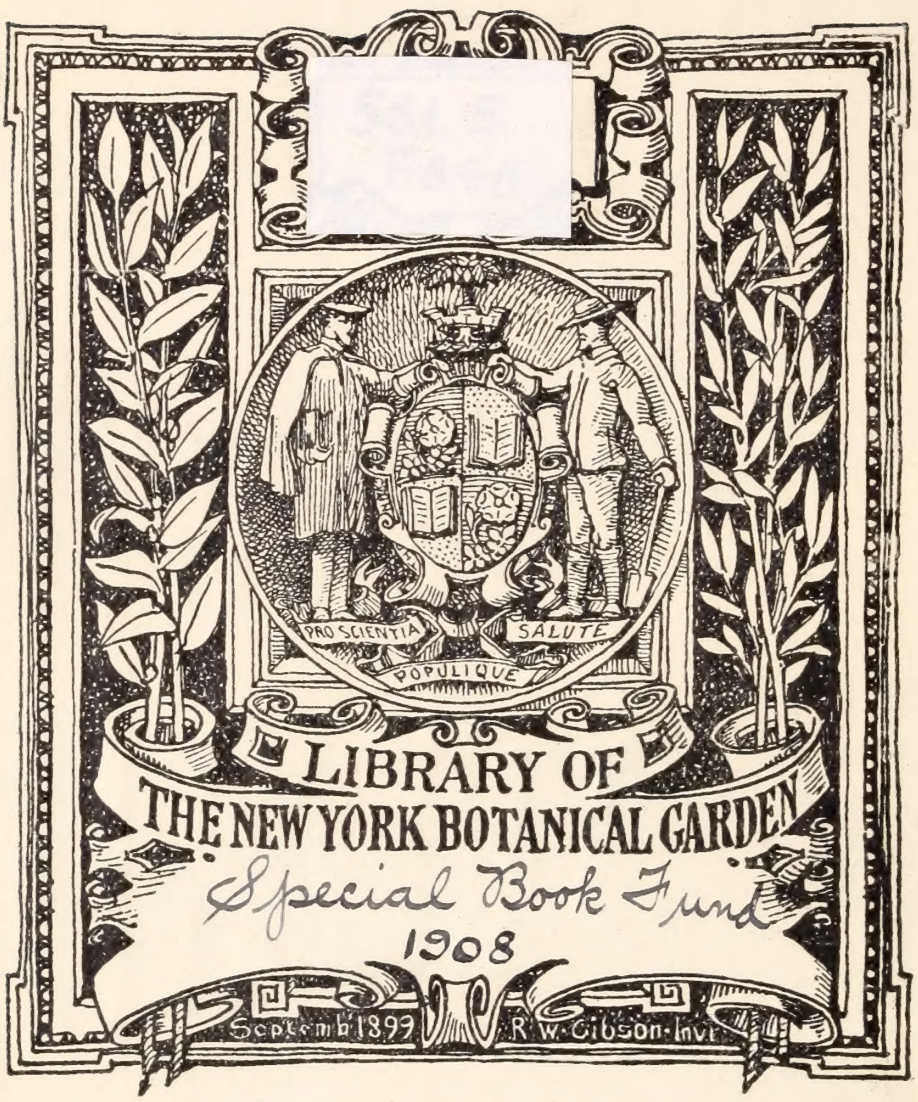
QK
565
.F68


PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Special Book Fund
1908
Septemb 1899
R. W. Gibson. Invt.

MONOGRAPHIEN ZUM AUSBAU DER ENTWICKLUNGSLEHRE

DIE LICHTSINNES-ORGANE DER ALGEN

(STUDIEN ZUM AUSBAU DER VEGETABILEN REIZPHYSIOLOGIE I.)

VON

R. H. FRANCÉ

IN MÜNCHEN

STUTTGART 1908

KOSMOS, GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE

GESCHÄFTSSTELLE: FRANCKH'SCHE VERLAGSHANDLUNG

Zum **Ausbau der Pflanzenpsychologie** wird von dem Verfasser seit 1907 herausgegeben die

ZEITSCHRIFT FÜR DEN AUSBAU DER ENTWICKLUNGSLEHRE.

Monatlich 1 Heft à M 1.20.

Auszug aus dem Mitarbeiterverzeichnis:

Dr. H. Driesch-Heidelberg, Prof. Dr. J. Eriksson-Stockholm, Prof. Dr. O. Jaekel-Greifswald, Prof. Dr. M. Kassowitz-Wien, Dr. O. Kohnstamm-Königstein, Prof. Dr. F. Ludwig-Greiz, Prof. Dr. A. Pauly-München, Prof. Dr. S. Pikler-Budapest, Prof. Dr. J. Römer-Kronstadt, Prof. Dr. K. C. Schneider-Wien, Prof. Dr. W. Seiffer-Berlin, Privatdoz. Dr. F. Strecker-Breslau, Prof. Dr. J. G. Vogt-London, Privatdoz. Dr. A. Wagner-Innsbruck, Prof. Dr. E. Waxweiler-Bruxelles, Prof. Dr. O. Zacharias-Plön.

Die Zeitschrift veröffentlichte seit ihrem Bestande eine Reihe von

theoretischen und Experimentalarbeiten über die pflanzenpsychologische Hypothese,

so u. a.

R. Francé, Grundriss einer Pflanzenpsychologie.
K. Gräser, Die Vorstellungen der Pflanzen.
A. Oelzelt-Newin, Die Hypothese eines Seelenlebens der Pflanzen.
A. Pauly, Die Anwendung des Zweckbegriffs auf die organ. Körper. (1 Tafel.)
A. Wagner, Über die Anpassungsfähigkeit von Myriophyllum. (3 Tafeln.)
R. Eisler, Das Wirken der Seele. Ideen zu einer organ. Psychologie.
R. Francé, Experimentelle Untersuchungen über Reizbewegungen. (1 Tafel.)
R. Francé, Die Fortschritte der Pflanzenpsychologie im Jahre 1907.
W. Wildt-Diltmar, Experimentelle Studien über die Erzeugung von Festigkeitselementen in Wurzeln. (1 Tafel.)
R. Köhler, Untersuchungen über direkte Anpassungen v. Keimwurzeln. (1 Taf.)

etc. etc.

Probeheft zur Ansicht durch alle Buchhandlungen.

DER NEUE KURS IN DER BIOLOGIE.

Allgemeine Erörterungen zur prinzipiellen Rechtfertigung der Lamarckschen Entwicklungslehre.

Von **Dr. A. WAGNER**, Privatdozent an der Universität Innsbruck.

6 Bogen Lex. 8°. Preis M 1.80.

FRANCKH'SCHE VERLAGSHANDLUNG, STUTTGART.

Die Lichtsinnesorgane der Algen

(Studien zum Ausbau der vegetabilen Reizphysiologie I)

von

R. H. Francé
in München.

Mit 1 Tafel und 35 Textzeichnungen.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

STUTTGART 1908 ▫ KOSMOS, GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE
GESCHÄFTSSTELLE: FRANCKH'SCHE VERLAGSHANDLUNG.

QK565
.F68

Druck von Carl Ulshöfer, Stuttgart.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL

Die Physiologie der Pflanzen ist nach einer ausserordentlichen Erweiterung unserer Kenntnisse gewissermassen an ihrem toten Punkt angelangt. Sie hatte das seltsame Schicksal, in allen ihren Resultaten laut gegen die Berechtigung der Welt- und Lebensanschauung zu zeugen, aus der sie erwachsen ist. Denn womit hat sie unser Wissen erweitert? Sie hat uns tausend Belege für einen teleologischen Ablauf der Lebensprozesse gegeben; sie merkt allenthalben, in den Wachstums-, Ernährungs- und Fortpflanzungsvorgängen der Pflanze, in ihren Bewegungen und Anpassungen eine Zweckmässigkeit, für die sie keine Erklärung zu geben vermochte. Jedes Forschungsgebiet der Pflanzenphysiologie endet mit demselben teleologischen Fragezeichen. Die Ernährungsphysiologie muss haltmachen vor der mechanistischen Unbegreiflichkeit der elektiven Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme, bei der regulatorischen Ausscheidung von Enzymen und Antienzymen, überhaupt bei der Selbststeuerung des Stoffwechsels; die ohnehin vernachlässigte Fortpflanzungsphysiologie hat nicht einmal den Versuch einer mechanistischen Kausalerklärung für das Blühen der Gewächse wagen können, sondern sie hat sich beschränken müssen, die Bedingungen der Fruktifikation aufzuzeigen, so wie die ganze Physiologie es nicht weiter als bis zur Erkenntnis der Mittel, mit denen der Organismus arbeitet, gebracht hat. Die Blütenbiologie, das grosse Gebiet der pflanzlichen Schutzanpassungen und der „biologischen Stoffe“, ist für die nach

den Prinzipien der Mechanistik arbeitende Physiologie eine terra incognita geblieben.

Für einen Teil der pflanzlichen Lebenserscheinungen, gerade für den, der seiner inneren Natur nach von vornherein jedem Versuche einer selektionistisch-mechanistischen Deutung entrückt ist, hat man die Schwierigkeiten der Kausalerklärung allerdings durch eine objektivierende Nomenklatur der Erscheinungen zu umgehen versucht, welche als Tropismentheorie Scheinlösungen vorspiegelt.

Während nun die in der Lebensforschung unserer Tage zwar schon auf dem Rückzuge begriffene, aber noch immer herrschende mechanistische Erklärungsweise, die man in naiver Gedankenlosigkeit öfters ohne weiteres als „die" Kausalerklärung bezeichnen hört, während doch in Wirklichkeit gerade sie von den causae der Lebensprozesse nichts auszusagen weiss und dann ihre Unzulänglichkeit hinter einem sich wissenschaftlich gebärdenden Agnostizismus versteckt — während also diese Mechanistik ansonst stets nur die Produkte des lebendigen Geschehens beschreibt, nie aber das Geschehen selbst zufolge ihrer Methodik analysieren kann (weshalb auch eine „mechanistisch" forschende Physiologie ein innerer Widerspruch ist), scheint in der Tropismentheorie über sie hinausgegangen und endlich die lebendige Selbsttätigkeit des Organismus erfasst und ursächlich begreifbar gemacht zu sein.

Aber ich habe mit Absicht das Wort „scheint" hervorgehoben, denn auch in diesem Falle trügt der Schein. Wohl drückt ein als Paradigma der Tropismenlehre gewählter Satz, wie z. B., dass die Ursache der von der Pflanze durch Wachstumsbewegungen erreichten optimalen Lichteinstellung der Malvenblätter in dem „Heliotropismus" der Zellen des Blattstieles gegeben sei, ganz richtig aus, hier sei die causa eines zweckentsprechend und zielstrebig erreichten Phänomens in einem Beziehungsvorgang zwischen einwirkender Energie und antwortender „Bewegung" gegeben, den man als Tropismus bezeichnet. Aber wer kann sich darüber täuschen, dass damit ja nur ein kausales Schema hergestellt,

die eigentliche Aufgabe kausaler Erklärung, kausale Inhalte zu schaffen, aber einfach eskamotiert ist![1]

Mit anderen Worten: die Tropismentheorie erklärt nicht die Ursache der in den Reizantworten sich äussernden Lebenstätigkeit, denn sie zeigt nur, in welchen Formen die von der Pflanze ausgehende Bewegung abläuft, sie sagt nichts aus darüber, welcher Art das Primäre der Reaktion, nämlich die Fähigkeit, gerade solche, teleologische Beziehungen herstellende Bewegungen hervorzubringen, sei. Und das wird man wohl doch zugeben, dass nur derjenige, welcher zu sagen weiss, in welche Kategorie das der tropistischen Reaktion zugrunde liegende, sie bewirkende innere Geschehen des reagierenden Lebewesens einzureihen ist, eine wirkliche Erklärung des Vorganges gegeben hat, nicht aber jener, der nur beschreibende Schemata des Reaktionsablaufes zu konstruieren vermag. Das letztere tut die Tropismentheorie, darum trifft auch sie nicht, ebensowenig wie ihre Erzeugerin, die Mechanistik, den Kern des Lebens. Sie gehört zur beschreibenden, nicht aber zur erklärenden Wissenschaft. Sie beschreibt nur die Antworten der Pflanze, kann daher ihrem Wesen nach niemals zur Erkenntnis der Ursache dieser Antworten gelangen.

Von dieser erkenntnistheoretischen Basis aus erkennt man nun sehr leicht, woher die ungeheuere Kompliziertheit und die stets umfangreicher und verworrener werdende Terminologie dieser Tropismentheorie rührt. Wenn sie den Schlüssel zu den Reizantworten der Pflanze darstellen würde, so würde jede Zergliederung der einzelnen Phänomene, jede Vertiefung der Analysen und Vermehrung des Tatsachenmaterials immer nur ihr „Erklärungsprinzip“ bestätigen, sie dadurch immer brauchbarer, sowie durch

---

[1] Dies spricht auch Pfeffer (Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Bd. II S. 547) aus, wenn er sagt: Mit der Bezeichnung Geotropismus etc. ist das auslösende Agens und die tropistische Reaktionsfähigkeit gekennzeichnet, „ohne dass etwas Bestimmtes über die massgebenden physiologischen Prozesse ausgesagt oder vorausgesetzt wird.“

die zunehmende Bestimmtheit der ihrem Prinzip zukommenden Prädikate dieses immer einfacher machen. Wie steht es aber damit in Wirklichkeit? Wir können noch so viel nach ihrem „Erklärungsprinzip“ suchen und finden es nicht, denn die Tropismentheorie hat keines. Wenn ich sage, die Ursache der lichtsuchenden oder -scheuenden Bewegungen einer Pflanze sei der Heliotropismus, die Ursache ihrer Orientierungsbewegungen im Raum der Geotropismus, die Ursache ihrer nahrungssuchenden Bewegungen Chemotropismus, so habe ich damit gar nichts erklärt, auch (wie oben durch Pfeffer verraten) eingestandenermassen nichts erklären wollen, sondern nur die Tatsache konstatiert, dass zwischen den physikalischen Energien, beziehungsweise Einflüssen und dem τροπεῖν, dem Wenden der Pflanze,[1] eine Beziehung herrscht. Deshalb müssen in jedem Einzelfall dieser Allgemeinbeschreibung noch spezifizierende Adjektive beigesetzt werden (positiver, negativer Heliotropismus, Diageotropismus, Transversalgeotropismus), deshalb werden die tropistischen Erscheinungen je nach dem reizauslösenden Faktor ganz folgerichtig gesondert bezeichnet als Helio-, Geo-, Aero-, Chemo-, Osmo-, Rheo-, Trauma-, Nycti-, Galvano-, Auto-, (!) Thigmotropismus, statt auf das ihnen zugrunde liegende einheitliche Prinzip gebracht zu werden, das für den mit diesen Begriffen operierenden Physiologen natürlich ausserhalb seiner Fragestellung fällt.

Stets haben wir so in der Reizphysiologie der Pflanzen einfache Reaktionsbeschreibungen vor uns, die freilich mitunter so kompliziert werden (so bei Rothert[2] in seinen Begriffen apobater Prosphototaxis oder strophischer Proschemotaxis oder bei Oltmanns: Orthophototropie oder Plagiophototaxie), dass sie ihrem ursprünglichen Zwecke zuwiderlaufen, der mit ihnen einfach

---

[1] Beziehungsweise auch der Taxis (Phototaxis), der Kinesis (Photokinesis), Auxesis (Photoauxesis) und Nastie (Photonastie).

[2] W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora, 1901) S. 372.

eine handliche Terminologie für Reaktionsbeschreibungen schaffen wollte.

Die Pflanzenphysiologie operiert also, — und dies zu zeigen, darauf kommt es hier an — seit einem Menschenalter in ihrer wichtigsten Disziplin mit Begriffen, die jedes kausalen Inhaltes bare Schemata sind und einfach eine Lücke an Erklärung offen lassen, die mit blosser Terminologie verdeckt, daher bis jetzt übersehen wurde!

Und hier beginnt eine verhängnisvolle Verwechslung und damit eine Hemmung der Forschung. Man verwechselt, wie es scheint, die reizphysiologische Terminologie mit den fehlenden erklärenden Prinzipien, denn nicht nur, dass seit den etwa 40 Jahren, seitdem es diese Terminologie und eine vegetabile Reizphysiologie gibt, keinerlei ernster Versuch gemacht wurde, die Reizbarkeit der Pflanzen auf ihre Ursachen zu untersuchen, so wird auch unbedenklich in einschlägigen Werken die ganze Zwecktätigkeit der Pflanze auf Reize hin den verschiedenen Tropismen, Nastien und Taxien zugeschrieben, als ob das bewegende Energien wären[1]! Es entwickelt sich hieraus eine wahre Mythologie der Chemie-Physik, welche — um es an einem Beispiel anschaulich zu machen — den zielstrebigsten Akt, den es gibt, die Befruchtung, seelenruhig „zurückführt" auf positiven Chemotropismus in Verbindung mit negativem Hydrotropismus, zum Teil auch unter Mitwirkung von Aerotropismus, die auf den Pollenschlauch einwirken, aber dann bei ihm heterogene Induktion auslösen etc.

Doch die Tatsachen sind stärker als die Irrtümer der Wissenschaft. Sie mahnen uns unablässig zur Korrektur, im gegebenen Falle dadurch, dass unsere Terminologie ihnen nicht gerecht zu werden vermag. Sie reicht nicht einmal zur widerspruchslosen Darstellung zu.

Wenn Fuligo septica-Plasmodien in der bekannten Weise abwechselnd thermotropisch gereizt werden und, eine Zeitlang immer

[1] Daher in den Lehrbüchern Definitionen wie: „Die Eigenschaft der Pflanze, in der besprochenen Weise auf die Schwerkraft zu reagieren, wird als Geotropismus bezeichnet." (Prantl-Pax, Lehrbuch S. 162.)

wieder dem kühleren Substrat entfliehend, das Wärmere aufsuchen, pflegen sie sich zu enzystieren und verlieren ihre Reizempfänglichkeit für Temperaturunterschiede. Das ist eine Tatsache, der die Tropismentheorie nicht zu folgen vermag. Die bekannte „Modifikation des Geotropismus aus inneren Ursachen" bei plagiotropen Rhizomen und kriechenden Sprossen, das chemotropische „Abgestimmtsein" der Cuscuta-Keimlinge und von Rostpilzsporen auf gewisse Wirtspflanzen, die Tatsachen der „Umstimmung" so vieler „Tropismen", wenn sie in Wettbewerb treten, oder durch chemisch-physikalische Änderung des Mediums, in dem die Pflanze lebt, oder durch das Alter, wie das von Schwärmsporen bekannt ist, die ganz besonders rätselhaften gamotropen Bewegungen von Griffeln, Staubfäden, Narben, wie sie bei der Selbstbefruchtung der Blütepflanzen alltäglich sind, die „Umstimmungen", ohne die Amphikarpie nicht zustande kommen könnte[1], sie alle zwingen die Anhänger der Tropismentheorie zu fortwährend neuen und besonderen Ausnahmen von der angeblichen „Regel" und damit zum Aufbau immer neuer hypothetischer Begriffe auf die alten, um den ganzen Bau beim nächsten „Fund" aufs neue zu durchbrechen. Dafür bietet schon ein flüchtiger Blick auf die Literatur der Reizphysiologie genugsam Belege. Man mag sie aufschlagen, wo man will, überall findet man in ihr den Ausdruck der Ratlosigkeit[2] gegenüber der Unberechenbarkeit der pflanzlichen Reizantworten, damit zugleich die tastenden Versuche, wirkliche Ursachen enthaltende Begriffe an die Stelle der nichtssagenden „Beziehungsablaufschemata" zu setzen.

So wenn in einem der Standard-Werke der vegetabilen Reizphysiologie in Pfeffers Handbuch der Pflanzenphysiologie, als dem führenden Werke auf unserem Gebiete, die Begriffe autogener Tätigkeiten (Oszillationen des Blutens oder Ausgleich von Krüm-

[1] Die Zahl der Beispiele kann beliebig vermehrt werden!

[2] Ein besonders hübsches Beispiel dieser Ratlosigkeit findet sich in Oels (Pflanzenphysiol. Versuche. 2. Aufl. Braunschweig 1907), wo S. 65 gesagt wird: „Die Kraft des Lichtes ist bestrebt, alle Pflanzenteile in die Stellungen zu bringen, in welchen sie ihren Aufgaben am besten nachzukommen vermögen."

mungen), von Automorphose, autonomen Bewegungen (Variationsbewegungen) im Gegensatz zu den provozierten, ätiogenen Bewegungen, ferner von Autoplasie, Autotropismen und Autonastien eingeführt, vor allem der Begriff der Selbststeuerung und Autonomie der Pflanze in weitestem Umfange und mit der objektivierenden Nomenklatur promiscue angewendet wird.

In allen diesen Fällen wird das Prinzip einer mechanistischen „Lebensbeschreibung" durchbrochen und die Logik der objektivierenden Nomenklatur gänzlich beiseite gelassen. Insgeheim wird dagegen ein undefiniertes Erklärungsprinzip eingeführt, das weder auf seine Zulässigkeit geprüft, noch auf seine Tragweite hin untersucht, also unwissenschaftlich verwendet und manchmal sogar bis zu krassen Anthropomorphismen übertrieben wird.

Eine solche Behauptung bedarf zuverlässiger Stützen; darum sei es gestattet, hier in ausgedehnterem Masse die physiologische fachwissenschaftliche Literatur unserer Tage heranzuziehen.

Wie Pfeffer den Begriff der Autonomie der Pflanze im Sinne eines verstandestätigen, d. h. urteilenden Prinzipes verwendet, dafür zeugen folgende Äusserungen, in dem Kapitel über die inneren und äusseren Ursachen der autonomen Bewegungen, in seiner Pflanzenphysiologie[1]: „Derartige Wechselbeziehungen (zwischen Pflanze und Aussenwelt) werden aber z. B. nicht nur dadurch angezeigt, dass die autogene Erhöhung der Wachstumstätigkeit eine Steigerung des Bezugs von Nährstoffen usw. aus der Umgebung zur Folge hat, sondern auch dadurch, dass der Organismus durch die selbsttätige Veränderung seines Reaktionsvermögens äussere Faktoren zur Auslösung und zur Ausführung von formativen oder von Bewegungsreaktionen nutzbar macht. Das geschieht u. a., wenn die selbsttätige Überführung des positiv geotropischen Reaktionsvermögens in ein negativ geotropisches eine Krümmungsbewegung veranlasst, durch welche das Organ in die den veränderten inneren Bedingungen entsprechende geotropische Gleich-

[1] Pfeffer, op. cit. II. Aufl., Bd. II, S. 388.

gewichtslage gebracht wird.“ An anderer Stelle, wo er sagt: „Nach den obigen Auseinandersetzungen können äussere Faktoren durch die autogene Tätigkeit in verschiedener Weise zu direktiven Zwecken nutzbar gemacht werden“ [1] . . . deutet er sogar darauf hin, welche teleologische Bedeutung die Autonomie der Pflanze für sie hat. Weitere Bestimmungen über das Wesen dieser Autonomie gibt er, wenn er in Bd. II, S. 619 erklärt: die heliotropische Reaktion wird (unter gewissen Bedingungen) „mit weit grösserer Energie angestrebt als die geotropische.“ In Bd. I, S. 440 heisst es: „Diejenigen aplastischen Stoffe, welche in der tätigen Pflanze nur bis zu einem gewissen Grenzwert entstehen, dürften wohl im allgemeinen in Absicht auf bestimmte Ziele und Zwecke formiert werden.“ S. 634 spricht er von den sich an die perzeptorischen Vorgänge anschliessenden „sensorischen Prozessen“. S. 596 legt er den autonomen Bewegungen die Fähigkeit zu „autogenen Richtungsänderungen“ bei, die sich des tropistischen Stimmungswechsels bald bedienen, bald aber nicht. S. 547 werden die Richtungsbewegungen der freibeweglichen Pflanzen als Orientierungsreaktionen aufgefasst, wie denn überhaupt der von der Pflanzenphysiologie unbedenklich verwendete Begriff der „Orientierungsbewegungen“ eine ganz eindeutige Bestimmung über den ihnen zugrunde liegenden physiologischen Prozess enthält. Um damit von dem Hauptwerk unserer Disziplin auch auf die andere Literatur überzugehen, sei daran erinnert, dass nicht nur bei Pfeffer weitere Dutzende solcher Behauptungen von der Existenz eines unzweideutig genau umschriebenen „selbstregulatorischen Autonomieprinzipes“ in den Pflanzen aufgedeckt werden können, sondern auch aus der gesamten neueren physiologischen Literatur. Aus Platzmangel sollen hier nur einige und zwar nur von mechanistisch denkenden Forschern angeführt werden, um zu erweisen, wie die Mechanistik im eigenen Lager sich an ihrem inneren Widerspruche auflöst.

[1] Pfeffer, op. cit. S. 390.

Fr. Oltmanns schreibt in seinem neuen Handbuche der Algen von den Bewegungen der Desmidiaceen[1]: „Solche Bewegungen können auf Reize hin von der Pflanze in verschiedene Bahnen gelenkt werden . . . “. Das mechanische Hilfsmittel für diesen Prozess ist der Schleim, den die Zellen absondern. „Es ist aber bislang nicht klar, wie die Zelle dies Mittel zur willkürlichen Steuerung verwendet“.

E. Strasburger sagt in seinen Histologischen Beiträgen von der Befruchtung: „Ein chemotaktischer Reiz ist es, der, wie seit Pfeffer bekannt, die Geschlechtsprodukte zusammenführt, das Bedürfnis nach Ergänzung andererseits, das hierauf die Verschmelzung veranlasst. Dieses als Mangel empfundene Bedürfnis wirkt als Reiz ein. Es ist meiner Ansicht nach jener Reihe von Erscheinungen anzuschliessen, die Pfeffer als Regulationsvorgänge bezeichnet[2] . . .“ Strasburger nennt sogar in dem angezogenen Werke die plasmatischen Differenzierungen, denen er regulatorische Fähigkeit als spezifische Funktion zuschreibt. Er sagt darüber: Bei Schwärmsporen, Gameten und pflanzlichen Spermatozoiden dient der Blepharoplast als gemeinsames Ganze der Insertion der Cilien. „Um dies zu erreichen, hat er sich an den (100—120 Cilien tragenden!) Spermatozoiden zu einem langen Faden gestreckt. So mag er die Bewegung aller vorhandenen Cilien einheitlich regulieren“. [3]

A. v. Kerner, der allerdings vitalistischer Neigung verdächtigt wird, obzwar er sonst nie den Versuch macht, über eine Beschreibung der regulatorischen Leistungen der Pflanze hinauszugehen, wagt angesichts des Stimmungswechsels der Blüten bezw. der Fruchtstiele von Linaria Cymbalaria, der direkten funktionellen Anpassungen der Wasserranunkeln und der Bewegungen der Schwärmsporen sowie des Blütenstieles von Vallisneria,

[1] Fr. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904. I. Bd. S. 79.

[2] E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena, 1900. S. 91.

[3] E. Strasburger, op. cit. S. 210.

als deren Ursache Instinkte und aus ihnen (!) abgeleitete Empfindungen der Pflanze heranzuziehen.[1]

F. Noll, der erste unserer Pflanzenphysiologen, der den ohne die Annahme von Empfindung im Pflanzenreich sinnlosen Terminus eines „Sinneslebens der Pflanzen" gebrauchte, erklärt in seinen Studien über Orientierungsbewegungen[2]: „Dass die Auswärtsstellung vieler Blüten als eine durch aktive Bewegungen aufgesuchte Ruhelage aufzufassen ist, war mir bei meinen zahlreichen Versuchen durchaus klar geworden". An anderer Stelle spricht er von der Rätselhaftigkeit des Begriffes „innerer Reize", mit dem die Pflanzenphysiologie trotzdem durch die „sichtbarste Wirkung" solcher arbeiten müsse[3], und an dritter Stelle[4] macht er seine Auffassung von der von dem Selbst der Pflanze abhängigen Wahlfähigkeit durchsichtig, wenn er erklärt, dass „sonst geotropisch recht empfindliche Blätter ihrer ‚fixen Lichtlage' zuliebe alle erdenkbaren abnormen Lagen zum Erdradius einnehmen, als ob sie ihren Geotropismus bei dem Lichtgenuss gänzlich verloren — oder umgewandelt hätten."

Und auch B. Stange in einer Arbeit über Reizbewegungen durch chemische Stoffe spricht das allgemein Angenommene und stets Unausgesprochene vorsichtig, doch unzweideutig am Ende seiner Arbeit aus, wenn er resigniert meint: „Welche Ursachen in den Organismen diesen Reizbewegungen zu Grunde liegen, wissen wir nicht. Als allgemeine Bedingung für die Reizbarkeit ist die Empfindung unserer Organismen (es handelt sich um Myxamöben und Zoosporen von Saprolegniaceen) anzusehen. Wie diese Empfindung beschaffen, ist uns unbekannt . . ."[5]

---

[1] A. v. Kerner, Pflanzenleben. Leipzig, 1896. 2. Auflage. Bd. I. S. 47.

[2] F. Noll, Die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe. (Flora, Bd. 76. 1892.). S. 275.

[3] F. Noll, ibidem S. 275.

[4] F. Noll, Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben (Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg. Bd. III. S. 361).

[5] B. Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen (Botanische Zeitung. Bd. 48. 1890). S. 165.

Desgleichen gebraucht Alfred Fischer Sätze wie: „Die nyctitropische Sensibilität dieser Pflanzen ist also in gewissem Sinne eine autonome“ [1], und G. Klebs sagt: „Jedes Protoplasma besitzt eine gewisse Lichtempfindung“ [2].

Ganz offen vollzieht die Schwenkung zur Psychologie jedoch Fr. Oltmanns in seiner Studie über die Photometrie. Es genügt, einige markante Sätze daraus anzuführen. Von Volvox heisst es darin: „Unsere Versuche ergaben ein sehr scharfes Unterscheidungsvermögen des Volvox für verschiedene Helligkeiten“ . . „und das Aufsuchen einer bestimmten Lichtintensität, die wir wohl als die für die Pflanze optimale auffassen dürfen“ [3]. Von Spirogyra sagt er, dass die Fäden sich bei Aufsuchung ihres Lichtoptimums „sehr vernünftig benehmen“ [4]. Auf die Frage aber: Wie sind die photometrischen Bewegungen zu erklären? sagt er ungescheut: „eine volle mechanische Erklärung gibt es für dieselben vorläufig nicht.“ An anderen Stellen heisst es: „Jede Pflanze, respektive jeder Pflanzenteil erstrebt die Erreichung einer gewissen Helligkeit mit den verschiedensten Mitteln“ [5]. Und schliesslich: „Damit aber schreiben wir den Pflanzen ein Empfindungs- und Unterscheidungsvermögen zu, welches von dem Empfindungsvermögen der Tiere nicht wesentlich abweicht, und ich trage kein Bedenken, die durch unbewusste Empfindungen herbeigeführten Reflexe in eine Linie mit den hier beobachteten Erscheinungen zu stellen.[6] . . .

Ihm schliesst sich Fr. Czapek[7] an mit dem Vorschlage, die Pflanzenphysiologie, welche ohnehin durch die Tatsachen

---

[1] A. Fischer, Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. (Botanische Zeitung 1890.) S. 712.

[2] G. Klebs, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen. (Arbeiten a. d. botan. Institut zu Tübingen I.)

[3] Fr. Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. (Flora. 1892. Bd. 50.) S. 190.

[4] Oltmanns, loc. cit. S. 199.

[5] Oltmanns, S. 259.

[6] Loc. cit. S. 264.

[7] F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Jahrbücher für wiss. Botanik. 32. Bd. 1898.) S. 175—308.

ganz in die Bahnen der Tierphysiologie gedrängt wurde, möge auch offen ihre Übereinstimmung mit der allgemeinen Physiologie dadurch bekennen, dass sie die Reaktionserscheinungen nur mehr aus „praktischen Zwecken“ noch weiter als Tropismen, Taxien usw. bezeichne, ihre Ursache als Ästhesie, sie aber als Reflexe werte. Es heisst bei ihm[1]: „Die pflanzlichen Reizbewegungen können wir am besten als Reflexbewegungen auffassen, und es sind die Teile des tierischen Reflexvorganges (perzeptorische, duktorische, zentrale Übertragungs- und motorische Funktion) auch hier unterscheidbar.“

Natürlich zwingt ihn dieser mutige Schritt nach vorwärts, so sehr er sich auch sträubt, bei den Pflanzen (wohl aus der alten Verwechslung, dass Psyche an Bewusstsein gebunden sei) Psyche anzunehmen, in Wirklichkeit zur völligen Aufhebung der mechanistischen Betrachtungsweise, wie z. B. aus seiner Erklärung des Geotropismus ersichtlich[2]: „Der Geotropismus umfasst demnach die Fähigkeit der Pflanze, durch Wahrnehmung der verschiedenen Druckverhältnisse in den sensiblen Organen sich in bestimmter Weise zur Kraftrichtung einer erteilten Massenbeschleunigung (Erdschwere, Centrifugalkraft) mittels reflektorisch ausgelöster Bewegungsphänomene orientieren zu können. Am nächsten kommt diese Fähigkeit den animalischen Bewegungsempfindungen, welche ebenfalls zur Orientierung der Körperteile eines Tieres im Raume mit beitragen.“

Auch Jost wagt in seinen prächtigen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie unter dem Zwang der Tatsachen den nämlichen Schritt zur Psychologie, wie einige Zitate beweisen mögen: „Wahrscheinlich spielen Paralysatoren die Hauptrolle bei der Hemmung von Enzymwirkungen, doch fehlt es uns noch ganz an Einsicht darüber, wie der Organismus die Produktion seiner Enzyme und ‚Antienzyme‘ lenkt. An der Tatsache einer solchen Lenkung, also einer zweckmässigen Produktion der Körper, ist aber nicht

[1] Czapek, op. cit. S. 302.
[2] Ibidem S. 307.

zu zweifeln. Ähnliche Regulationen treffen wir überall bei den Organismen an[1].“ „Man schreibt ferner der Pflanze die Fähigkeit zu, den Reiz ‚wahrzunehmen‘“ [2] . . . „Wir sahen, die Pflanze muss die Lichtintensität an verschiedenen Seiten vergleichen“ [3] . . . „Der Ausdruck ‚Vergleich‘ könnte den Verdacht erwecken, dass es sich da um psychische Fähigkeiten der Pflanze handle. Wenn man bei einer Psyche an Bewusstsein denkt, dann muss man eine solche Vermutung weit abweisen, kennen wir doch auch an unserem eigenen Körper Bewegungen genug, die mit Ausschluss des Bewusstseins erfolgen und die offenbar mit den pflanzlichen Reizbewegungen die grösste Ähnlichkeit haben, nämlich die Reflexbewegungen.“ [4]

Und endlich kann hier den Reigen der Zeugen auch G. Haberlandt beschliessen, der in seinem epochemachenden Vortrage über die Sinnesorgane der Pflanzen auf dem Naturforschertage des Jahres 1904 sagte: „Nichts kann uns hindern, nachdem die prinzipielle Übereinstimmung der Reizbewegungen im Tier- und Pflanzenreiche sicher erkannt ist, auch den Pflanzen ein Empfindungsvermögen und Sinneswahrnehmungen zuzuschreiben.“ [5] Freilich mindert er den Wert dieser Erklärung dadurch, dass er sofort ausdrücklich hervorhebt, er halte dies nur für eine „rein physiologische Befähigung“, und er verzichtet freiwillig auf den Ruhm, der Begründer der Pflanzenpsychologie und damit einer neuen Epoche der Botanik zu sein, der ihm eigentlich naturgemäss hätte zufallen sollen, indem er erklärt: „Die Frage, inwieweit es sich hierbei um psychologische Phänomene handelt, kommt für uns nicht in Betracht“. . . .

Diese paar Dutzend Zitate, welche leicht verzehnfacht werden könnten, ohne jedoch mehr zu beweisen, als was auch mit ihnen

---

[1] L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena, 1904. S. 190.

[2] Jost, op. cit. S. 643.

[3] Ibidem S. 586.

[4] Ibidem S. 646.

[5] G. Haberlandt, Die Sinnesorgane der Pflanzen. (Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturforscher etc. 1904). Sep.-Abdr. S. 4.

angestrebt werden kann, — sie erhärten wohl zur Genüge die eingangs aufgestellte Behauptung, dass die pflanzliche Reizphysiologie allenthalben an der Grenze dessen steht, was mit ihrer hergebrachten mechanistischen Betrachtungsweise erreicht werden kann, vor allem, dass es in ihr völlig an methodischen Versuchen mangelt, die den Tropismen zugrunde liegende Fähigkeit der Pflanze experimentell auf ihr Wesen zu prüfen. Wohl aber sah sie sich immer wieder zu tastenden Versuchen einer solchen Ursachenfeststellung gezwungen, so dass das gesamte Schrifttum der Pflanzenphysiologie durchsetzt ist mit hypothetischen Annahmen folgender Art: Die Pflanze ist nach unseren ersten Physiologen „ein autonomes Wesen", das „selbsttätig" und „selbstregulatorisch" wirkt, das „urteilend" handelt, sich „äussere Faktoren nutzbar macht", „Reaktionen anstrebt" (Pfeffer), „sich orientiert" (Czapek, Noll), ein Wesen, dem „Absichten" zugeschrieben werden (Pfeffer), in dem „sensorische Prozesse" da sind (Pfeffer), das „Ästhesien" besitzt (Czapek, Morphästhesie Nolls), „Wahrnehmungen" macht (Czapek, Haberlandt), das „Bedürfnisse empfindet" (Strasburger), „vergleicht" (Jost), „Empfindungen hat" (Stange, Haberlandt), auf Reize hin „willkürliche Bewegungen" ausführt (Oltmanns), seine inneren Vorgänge „lenkt" (Jost); schliesslich ein Wesen, das „Reflexbewegungen" ausführt (Oltmanns, Czapek, Noll), im Psychischen auf gleicher Stufe mit den niederen Tieren steht (Pfeffer), „Instinkte" hat (Kerner), u. s. f.

Ein derartig umschriebenes Prinzip ist offenbar ein psychisches Prinzip, das hiermit verkappt und unkritisch schon seit langen Jahren (seit 1890!) in die Botanik eingeführt ist und allgemein unbedenklich verwendet wird. Der einzige kritische Versuch, dieses psychische Prinzip näher zu formulieren, ist der, eine Theorie der Reflexbewegungen als Ergänzung der mechanistisch-mythischen Tropismenterminologie heranzuziehen, wie das Oltmanns, Jost und Czapek versuchen. Dies ist zweifellos ein grosser Fortschritt, denn dieser Versuch wendet die richtige Methode an, um zu Kausalbegriffen zu gelangen. Aber ebenso zweifellos

ist seine Unzulänglichkeit, worauf im dritten Kapitel dieser Abhandlung zurückgegriffen werden soll. Hier soll vorläufig nur das konstatiert werden, dass nur die stillschweigend akzeptierte allgemeine Überzeugung von der Beseelung der Pflanze[1] es erklärt, wieso man den ohne "Psyche" einfach sinnlosen Begriff von Reizleitung und Sinnesorganen im Pflanzenreich ohne jeden prinzipiellen Widerstand annehmen konnte; nur aus dem unkritischen, vor dem Forum wissenschaftlicher Erkenntnis noch nicht gerechtfertigten heimlichen Einsickern psychologistischer Denkungsart in der Botanik erklärt es sich freilich auch, dass die Führer auf dem Gebiete der Reizphysiologie sich der Täuschung hingeben können, man dürfe ihre Begriffe der Autonomie, Empfindung und

[1] In ganz ungescheuter Weise wird die mechanistische Tropismenlehre sogar schon in Lehrbüchern zum Gebrauche der Schule verworfen, ohne dass dagegen protestiert wird! Der klassische Beleg hierfür ist die von dem Deutschen Lehrerverein für Naturkunde offiziell herausgegebene Ergänzung zu Sturms Flora von Deutschland, deren Verfasser Dr. H. Meierhofer in der Einleitung ausdrücklich hervorhebt,* er habe es „vermieden, den festen Boden der Tatsachen zu verlassen und sich aufs unsichere Terrain der Spekulationen hinauszuwagen." In diesem Sinne ist es zu werten, wenn er dann folgende Äusserungen wagt: Die Wurzel „führt förmliche Tastbewegungen aus, um immer diejenige Stelle des Erdbodens ausfindig zu machen, deren Feuchtigkeitsgehalt ihr am meisten zusagt" (S. 15). „So herrscht selbst unter den anspruchslosen Schattenpflanzen ein Verlangen nach Licht, das sie auf die mannigfaltigste Weise zu befriedigen suchen." (Seite 55.) „Suchen so einerseits die Schattenpflanzen ihre Assimilationsorgane in möglichst günstige Stellung zum diffusen Lichte zu bringen.." (S. 56.) „Bei der Aufnahme der mineralischen Verbindungen aus dem Boden erhält man den Eindruck, als ob die Pflanze in zweierlei Beziehungen eine Auswahl unter den Nährsalzen zu treffen imstande sei." (S. 64.) Die Insektivoren zeigen „ein deutliches Wahlvermögen mit Bezug auf die dargebotene Nahrung." (S. 131.) „Wenn aber die Insektivoren Eiweisskörper zu unterscheiden vermögen von andern z. B. anorganischen Verbindungen, und eine Reaktion nur bei Anwesenheit der ersten erfolgt, dann müssen die Stickstoffsubstanzen einen Reiz ausüben, der empfunden und weitergeleitet wird." „Damit eröffnet sich der wissenschaftlichen Botanik eine ganz neue Perspektive: der Pflanze den Platz zu erobern, der ihr als einem dem tierischen ebenbürtigen Organismus gehört." (S. 131—132). „Es ist ein unerklärliches, wunderbares Tasten und Suchen des Griffels (bei Epimedium alpinum. Anm. d. Verf.), bis er auf die geöffneten Staubbeutel trifft, höchstens vergleichbar den Bewegungen einer Wurzelspitze, die im Erdreich die feuchten Stellen aufsucht, oder dem Tasten einer jungen Ranke, welche nach einer Stütze verlangt." (S. 237.)

* H. Meierhofer, Einführung in die Biologie der Blütepflanzen. Stuttgart, 1907. S. 8.

Sinnesorgane auch dann anwenden, wenn man sich prinzipiell vor der Inanspruchnahme durch die Psychologie verwahrt. So wenn Pfeffer[1] auch im rhythmischen Gang einer Uhr dieselben „autogenen periodischen Bewegungen“ zu sehen vermeint wie in der Pflanze[2]. Oder wenn Haberlandt[3] „das teleologische Geschehen“ nur als bildlichen Ausdruck anthropomorpher Betrachtungsweise hinzustellen versucht oder gar kühl erklärt[4]: „Die physiologische Pflanzenanatomie beschreibt diese (nämlich die zweckmässigen) Anpassungen im inneren Bau der Pflanzen, sie gibt aber keine Erklärung ihres Zustandekommens und will auch keine geben“ — unmittelbar danach aber die Selbstregulation der Pflanze anerkennt, welche doch eine solche Erklärung durch das Ego, das Selbst der Pflanze versucht. So ist denn auch Pfeffer durch die Logik der Tatsachen gezwungen, seinen eigenen Vergleich der Pflanzenautonomie mit der „Uhrautonomie“ in demselben Satze für falsch zu erklären, wo er ihn aufstellte, weil er den Satz einschieben muss, dass bei der Uhr Betriebsenergie vorausgesetzt werden müsse. Diese von der Pflanze selbst hergestellte Betriebsenergie, welche nie von einer Maschine selbst erzeugt werden kann, dass man ihre Existenz nicht leugnen kann, das ist es, was die ganze Mechanistik als Erklärungsprinzip des Pflanzenlebens und damit auch die soeben erwähnten Verwahrungen von vornherein hinfällig und ihre weitere Anführung und Widerlegung überflüssig macht.

Mit diesem Zustand der Reizphysiologie ist jedoch ein Problem gegeben. Da aus den hundert und tausend erkannten Tatsachen der

---

[1] Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. II, S. 389.

[2] Oder wenn er meint (Bd. II, S. 161), dass seine Vorstellungen vom autonomen Schaffen und Walten, die Ausdrücke Eigengestaltung, Automorphose, Selbstdifferenzierung, unabhängige Differenzierung, Autoplasie, Autotropismus, Autonastie ihm insofern „unbedenklich“ seien, weil damit nur konstatiert sei, dass diese Vorgänge nicht durch die Aussenwelt modifiziert werden, obgleich es — wodurch er noch in demselben Satz seine Behauptung zurückzieht! — „eine von der Aussenwelt unabhängige Tätigkeit niemals gibt“.

[3] G. Haberlandt, Über Erklärung in der Biologie. 2. Aufl. Graz 1901.

[4] G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Graz 1904. S. 7.

Autonomie und Selbststeuerung der Pflanze unzweifelhaft ein „inneres Vermögen“ der Pflanze hervorgeht, das aber noch nicht wissenschaftlich bestimmt ist, so ist es gegenwärtig einfach die dringendste Frage der Pflanzenphysiologie: Welche nähere Bestimmungen lassen sich für dieses Vermögen logisch und experimentell erweisen? Das habe ich als meine Aufgabe empfunden und ich habe versucht, dafür zunächst eine logische Lösung zu finden.

Die reichlich vorhandenen Tatsachen drängten dazu, einen Schritt zu wagen, den man als ungewohnt, als völlig neue Prinzipien in die Botanik einführend allerdings so lange scheut, bis nichts anderes mehr übrigbleibt. Da nun aber — wie soeben bewiesen wurde — von allen Seiten der gleiche Schritt gewagt wurde, um endlich einmal die von der Wissenschaft notwendig geforderte Erklärung für das Vermögen der Selbststeuerung zu geben, so habe ich das gleiche in meinem Werke über das Leben der Pflanze[1], dessen Programm mich zwang, den ganzen Kreis der vegetabilen Lebenserscheinungen zu umfassen, auch gewagt in Form einer Versuchshypothese, welche annimmt, dass ein Teil der Regulationen und alle tropistischen (sowie auch nastischen, taktischen und kinetischen) Reaktionen der Pflanzen ihre Ursache in der plasmatischen Fähigkeit der Reizverwertung haben[2]. Da nun das Wesen der Reizverwertung im zwecktätigen Befriedigen empfundener Bedürfnisse besteht, und wir erfahrungsgemäss Zwecktätigkeit nur mit der (wie aus Selbstbeobachtung bekannt) psychisch zustande kommenden Zwecktätigkeit des Menschen in Analogie bringen können, liegt es auf der Hand, dass ein solcher Analogieschluss zu Recht bestehen kann, um so mehr, wenn sich für ihn weitere Stützen beibringen lassen. Solche Stützen bieten sich jedoch in reicher Zahl an. Die Selbststeuerung der Pflanze, die Existenz von Sinnesorganen, die Tatsache der Reizleitung, die auf Per-

---

[1] Im 1906—1907 erschienenen zweiten Band von: R. H. Francé, Das Leben der Pflanze. 8°. Stuttgart 1907.

[2] Francé, op. cit. Bd. II, S. 432, 440 u. ff.

zeptionen hin eintretenden zielstrebigen Bewegungen der Pflanzen sind die beweiskräftigsten dieser Stützen; ihnen gesellt sich als ausschlaggebend die Tatsache hinzu, dass auch das Pflanzenleben auf dem gleichen Protoplasma beruht, das in Tier- und Menschenform zur seelischen Betätigung gelangte, weshalb auch, wenn die Entwicklungslehre zu Recht besteht, der aus Einzellern hervorgegangenen Pflanze, ebenso wie dem aus den gleichen Zellen hervorgegangenen Tier logischerweise nicht psychische Betätigung abgesprochen werden kann, wenn ansonst Analogien mit dem Menschen, der für alles psychische Leben der einzige Vergleichsgegenstand ist, dafür zeugen. So unterstützen sich „Kontinuitätsargument" und Analoga (für die ich in meinem genannten Werke 418 Beispiele beibrachte!) wechselseitig.

Doch besagt der Vergleich zwischen Mensch und Pflanze, wie ich in meinem Werke allenthalben hervorgehoben habe, nicht mehr, als dass für die Zwecktätigkeit beider nur das gleiche Prinzip in Anwendung gebracht werden kann. Seine Ausbildung bei der Pflanze kann von vornherein nicht elementar genug vorgestellt werden[1]; Sicheres darüber hängt von der experimentellen Prüfung des psychischen Prinzipes der Pflanze ab. Nur so viel lässt sich aus den bisher bekannten teleologischen Äusserungen der Pflanze bereits ableiten. Da bei der Pflanze die Unterordnung und Lokalisation der Funktionen bei weitem nicht so durchgeführt ist wie im tierischem Körper, berechtigt uns vorläufig nichts, mehr als eine Zellularpsychologie der Pflanze aufzustellen. Diese den Zellen innewohnende psychische Energie muss jedoch, wie aus ihrer urteilenden Funktion hervorgeht, immerhin das Minimum von Fühlen, Streben und Vorstellen überschritten haben. Es betätigt sich auf Empfindungen, also auf Bedürfnisse hin, bedient sich der im Plasma ursprünglich vorhandenen oder von ihm erworbenen

[1] Ich suchte dies in den Satz zu prägen: Menschen- und Pflanzenpsyche verhalten sich graduell so zueinander, wie der menschliche Organismus zum abweichenden und einfachen Aufbau der Pflanze.

Eigenschaften als Mittel. Dadurch kennzeichnet es sich als beschränkt, erfahrungsmässig und naturwissenschaftlich so weit analysierbar, als auch die Psyche des Menschen den Massmethoden und Experimenten zugänglich ist[1]. Man ist daher nicht berechtigt, mit dem Begriff der Pflanzenpsyche irgendwelche mystische Vorstellungen zu verbinden oder ihre experimentelle und theoretische Erforschung als ausserhalb der Aufgaben der Naturwissenschaft stehend zu betrachten.

Mit der Erklärung der Teleologie und Tropismen der Pflanze durch psychische Faktoren ist von vornherein gar nichts über die Ursache der Psyche ausgesagt. Daher ist diese Hypothese ebensogut mit dem Materialismus, der Energetik oder mit metaphysischen Vorstellungen vereinbar, wenn der Fortschritt der Erkenntnis zwischen den Erklärungshypothesen einen Entscheid ermöglicht haben wird; ihre Existenzberechtigung beruht vor allem darauf, dass Mechanistik prinzipiell nicht ausreicht[2], um die Tropismen und Regulationen der Pflanze, vor allem die Tatsache, dass die auf eine Pflanze wirkenden Reize in ihr geleitet, an anderer Stelle zweckhafte Bewegungen auslösen, kausal zu erklären, da sie, wie oben sattsam dargetan wurde, nur beschreibt, nur die Technik des Ablaufes schildert, weshalb die Tropismen bis jetzt ohne alle Erklärung geblieben sind und bleiben müssen, wenn man nicht zur Psychologie als Hilfswissenschaft der Botanik greift[3].

---

[1] Francé, op. cit. Bd. II, S. 573.

[2] Daher verkennen jene die Tragweite des mechanistischen Prinzipes vollkommen, die mit Kassowitz (in Zeitschrift f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre 1908) meinen, es stehe noch die mechanistische Deutung der teleologischen Vorgänge mangels genügender Arbeit aus, und ein „glücklicher Fund" (also mehr Detailwissen) könne diese Sachlage ändern.

[3] Dies erkennt W. Roux in einer Auseinandersetzung mit meiner Auffassung (Archiv f. Entwicklungsmechanik 1907), trotzdem er auf mechanistischer Basis stehen bleiben will, auch an, indem er darauf hinweist, dass die Pflanzenpsychologie, beziehungsweise die psychistische Hypothese für jenen „Rest" der Erscheinungen angewendet werden könne, der bei der mechanistischen Analyse der Lebensphänomene stets übrigbleibt. Nichts anderes fordert mein Standpunkt, und ein solcher „Rest" liegt hier eben vor.

Nach dieser theoretischen Feststellung eines inneren, eines psychischen Vermögens der Pflanze beginnt jedoch erst die eigentliche naturwissenschaftliche Arbeit. Denn es gilt nun auf experimentellem Wege die Richtigkeit dieser Behauptungen[1] zu erweisen. Die „tiefere Einsicht in die sensorischen Prozesse" der Pflanze, welche derzeit fehlt, und die sich Pfeffer so lebhaft wünscht[2], ist es, die nun durch Versuche erbracht werden soll.

Die Pflanzenpsychologie hat eine empirische, vor allem eine experimentelle Wissenschaft zu sein, und dazu einen der ersten Bausteine herbeizutragen, war der Zweck der nun vorzulegenden Arbeit.

II.

Zu einer solchen experimentellen Prüfung des teleologischen Reaktionsvermögens der Pflanze sind die Algen besonders geeignet. Erstens, weil es darunter „typisch pflanzenhaft" lebende einzellige Wesen gibt, aus deren Reaktionen die Elementarbetätigung und Anpassungsfähigkeit einer Pflanzenzelle auf die einzig mögliche Weise: unter natürlichen Umständen geprüft werden kann; ausserdem, und das ist ausschlaggebend, weil einzellige Algen dauernd oder vorübergehend freibeweglich sind. Und da Bewegungen auch beim Menschen der einzige Indikator von Empfindungen sind, so kann einer Methode die Gewinnung zuverlässiger Resultate nicht abgesprochen werden, welche sich — wie das die Tierpsychologie schon seit langem eingeführt hat — auf genauer Beobachtung von Reizbewegungen aufbaut.

Es erschien — angesichts des prinzipiell neuen Gesichtspunktes, der hiemit gewählt wurde, — zweckmässig, ohne Rücksicht auf bereits Erforschtes von den elementarsten Versuchen auszugehen und alle Erscheinungen zu registrieren, da von vornherein nicht zu

---

[1] Die sich mit der „Kryptopsychologie" der modernen Reizphysiologie, aber auch mit gleichsinnigen Behauptungen von F. Delpino, F. Höck, F. Ludwig, H. Müller, A. Wagner, S. H. Korschinski, V. J. Taliev, K. Smalian, A. S. Famintzin, A. Borodin und Fr. Darwin (um nur auf botanischem Gebiete zu bleiben!) decken.

[2] Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II, S. 634.

wissen war, welche für die Analyse der taktischen und kinetischen Reaktion unter dem neuen Gesichtspunkt von Wert sein können.

So ist es zu verstehen, warum wenigstens vorläufig die zahlreichen Arbeiten von Strasburger, Pfeffer, Engelmann, Rothert etc. über taktische Erscheinungen nicht berücksichtigt wurden.

Nach zahlreichen Vorversuchen mit Chlamydomonaden, Volvocineen, Chrysomonadinen, Schwärmsporen von Oedogonium, Vaucheria, Ulothrix und Cladophora, ferner mit Bacillariaceen, besonders den sehr agilen kleinen Nitzschia- und Naviculaarten, die alle sich namentlich deshalb nicht als geeignetes Versuchsmaterial bewährten, weil Chlamydomonaden mit ihren hochgradig kontaktreizbaren Geisseln zu leicht abgelenkt werden, Chrysomonaden sowie Schwärmsporen und Gameten nur temporär zu erhalten, daher für lange Versuchsreihen unbrauchbar sind, während Kieselalgen nicht immer so ausgesprochen photophil sind, dass mit ihnen einwandfreie Reaktionen zu erzielen waren, bewährte sich am besten für die Versuche Euglena viridis und die mit ihr oft vergesellschaftete Polytoma Uvella, welch letztere noch den besonderen Vorzug bietet, dass sie als farblose Alge, dennoch mit einem roten Stigma ausgestattet und sehr prompt auf Lichtreize reagierend, für die Frage nach der Funktion des Augenfleckes besonders wertvolle Schlüsse erlaubt. Beide Algen sind leicht in Menge zu erhalten und dauernd so lebhaft beweglich, dass auch bei längerer Beobachtungszeit mehrfache Umstimmungen auf Reize hin in ihrem Ausdruck als Bewegungsänderungen verfolgt werden können.

Im Verlaufe der Versuche stellte sich jedoch bald heraus, dass die natürliche Reizbarkeit wesentlich verändert, rasch herabgestimmt wird und daher zu ganz falschen Beurteilungen führt, wenn man das Material in der üblichen Weise in Knopscher Nährlösung kultiviert. Dieser Punkt wird in der Reizphysiologie der Pflanzen mehr als bisher zu beachten sein. Die Überernährung in Kulturen, die unnatürlichen einseitigen Laboratorium-Lichtverhältnisse, unter denen in Kulturen die Generationen entstehen und

vergehen, scheinen Sonderanpassungen nach sich zu ziehen, jedenfalls aber schaffen sie einen reizphysiologischen Entartungszustand. Algen aus solchen Kulturen antworten auf die gleichen Reize entweder gar nicht oder höchst träge oder in ganz anderer Weise als ihre Genossen, die man natürlichen Standorten entnommen hat und frisch zu den Versuchen verwendet.

Diese Tatsache ist bei tropistischen Experimenten mit schwimmenden Mikroorganismen (aber auch sonst) sehr zu berücksichtigen, denn sie ist das Gegenstück der Fehlerquelle, die man neuerdings im störenden Einfluss der Laboratoriumsluft bei physiologischen Experimenten mit Blütepflanzen aufgedeckt hat.

Nach Entdeckung dieser Verhältnisse verwandte ich zu den Versuchen ausschliesslich frisch gesammeltes und solches Material, das im Freien in Behältern möglichst natürlichen Licht-, Temperatur- und Ernährungsbedingungen ausgesetzt war. Schon dieser Umstand allein bedingte die Beschränkung auf Euglena und Polytoma, da so ziemlich nur diese zwei Organismen auch in der Natur, in Jauchepfützen fast in Reinkultur und in solchen Mengen auftreten, dass sie für Versuchszwecke genügend zur Hand sind.

Aber auch so ergaben sich grosse Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit, die man bei den reizphysiologischen Forschungen, wie es scheint, noch nicht ihrer wahren Bedeutung entsprechend in Betracht gezogen hat. Wenigstens finden sich in der Literatur keine Anhaltspunkte dafür, ausser einer gelegentlichen Bemerkung von Rothert[1] in gleichem Sinne, dafür aber allgemein (Strasburger, Oltmanns, Pfeffer, Chmielevsky etc.) Klagen über die „Launenhaftigkeit“ der Mikroorganismen. Da diese Verhältnisse ausschlaggebend für die Versuchsanordnung sind, muss auch in diesem vorläufigen Bericht, um die Nachuntersuchung zu erleichtern, etwas näher auf sie eingegangen werden.

[1] W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. (Flora, Bd. 88. 1901.)

Bei den Euglenen ergab sich folgendes: Unter der gemeinbekannten Euglena viridis Ehrb. verbergen sich zwei Standortsvarietäten von verschiedenem physiologischen Verhalten. Die eine (die man als var. lacustris unterscheiden sollte) lebt in grösseren, nie austrocknenden Wasserbecken. Sie gehört zuweilen dem Plankton an und ist viel mehr in Gestaltung und „Schwimmeifer" dem lakustrischen Leben angepasst, als die andere Form (var. stagnalis), die Euglena der vergänglichen Wasserpfützen, der Rinnsteine und Jauchegruben. Diese schwimmt nie so andauernd, bildet mit Vorliebe Palmellen und ist etwas plumper gebaut als ihre Schwester der Teiche. Diese beiden Formen reagieren auf Lichtreize verschieden. E. lacustris ist auf niederere Lichtintensitäten abgestimmt, als E. stagnalis. E. lacustris ist bereits photophob gegenüber Intensitäten, bei denen E. stagnalis noch photophil ist. Aber auch bei beiden gibt es nach den Verhältnissen des Standortes verschieden abgestimmte „Lichtrassen". Im allgemeinen gilt etwa die Erfahrung, dass die Reaktionen etwas anders verlaufen, je nach dem Fundort, dem Alter der Zellen und je nach ihrem Ernährungszustand. Reichlich ernährte sind weder so agil noch so reizbar, wie „Hungerformen". Ganz junge, soeben aus Teilungen oder Palmellen hervorgegangene Zellen sind das beste Versuchsmaterial. Besonders mit organischer Nahrung überfütterte Euglenen — von denen H. Zumstein[1] nachgewiesen hat, dass sie ihren Chlorophyllapparat aufgeben — werden träge und verlieren die Lichtreizbarkeit fast ganz. Schlecht genährte kranke (von Chytridiaceen befallene) Zellen sind weniger reizbar. Die Paramylonbildung steht in Beziehung zur Lichtreizbarkeit. Je mehr Paramylon, desto geringer die Reizbarkeit.

Doch spielen hierbei immer noch besondere und noch ungeklärte physiologische Bedingungen mit herein. Sehr lang mit Reizbarkeitsversuchen gequälte Individuen werden stufenweise bei immer geringerer Helligkeit photophob (Irritationszustand?), schliess-

[1] H. Zumstein, Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. (Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. 34.)

lich schlägt die Überempfindlichkeit in fast völlige Unempfindlichkeit um. Am Morgen gelingen die Versuche fast durchgängig besser als gegen Mittag oder gar am Nachmittag. Doch wird dies auch je nach Fundort und Ernährungszustand modifiziert.

Es gibt auch einen physiologischen Gleichgültigkeitszustand, der sich einstellt, wenn das Präparat der gewöhnlichen Hohlspiegelbeleuchtung längere Zeit ausgesetzt war, und der verschwindet, wenn man es einige Zeit ungestört lässt und verdunkelt.

Am schärfsten und am meisten charakteristisch stellen sich Reizverwertungen bei etwas Sauerstoffmangel und 1—2stündigem Stehen im Dunkeln oder bei sehr mässigen Lichtintensitäten und darauffolgender Erhellung ein.

Die gleichen Erfahrungen lassen sich auch mit Polytoma, wenn auch weniger ausgesprochen, machen, da hier der Chemotropismus und vor allem das Sauerstoffbedürfnis sich störender einmischt. Daher hielt ich 1892 und, mich auf jene Untersuchungen stützend, noch 1894 in meiner Polytomeenmonographie Polytoma für photophob. Ich hatte damals vorwiegend Material aus Infusionen und Reinkultur, das also auf Zimmerlicht eingestellt war. Euglena spirogyrae, oxyuris, deses, acus, Phacus, Trachelomonas und Lepocinclis, mit denen auch experimentiert wurde, sind auf andere Lichtintensitäten je nach ihrer normalen Lebensweise am Grunde, zwischen dem Detritus oder an der Oberfläche des Wassers abgestimmt und reagieren demgemäss verschieden. Aus dem Verhalten einer einzelnen oder von wenigen Zellen und bei Ausserachtlassung der obenerörterten Einflüsse kann man nie richtige Schlüsse ziehen, sondern nur aus dem Durchschnitt einer grossen Zahl von Beobachtungen unter den jeweils an die Sachlage angepassten Vorsichtsmassregeln. Die Pflanzenzelle ist eben kein „auf nur einige vorgesehene Fälle eingerichteter Automat", sondern ein auf die verschiedensten Zustandsänderungen individuell in ziemlich weiten Grenzen auf das feinste reagierendes und sich anpassendes Lebewesen. Das muss der oberste Leitsatz aller reiz-

physiologischen Problemstellungen sein, sonst führen sie nie zur Erkenntnis der normalen Lebensreaktionen.

Unter Berücksichtigung dieser aus zahlreichen orientierenden Vorversuchen gewonnenen Erfahrungen wurde die Methodik geschaffen, um auf die uns gestellte Hauptfrage, ob die Reaktionen auf Lichtreize den Begriff einfacher Reflexe überschreiten oder nicht, einwandfreie Antwort zu finden. Angeknüpft wurde hierbei an die seinerzeit von Th. W. Engelmann[1] geschaffene Versuchsanordnung mit Hilfe eines einfachen Diaphragmaapparates, der gestattete, auf das Gesichtsfeld des in einen dunklen Kasten hineingebauten Mikroskopes einen Lichtspalt von 0,020—0,800 μ Durchmesser so zu dirigieren, dass durch Verschieben des Objektträgers bezw. des Kreuztisches um 180° die zu beobachtenden Zellen nach Belieben teilweise überschattet oder ganz in das Licht oder Dunkel gerückt werden und ihr Verhalten im Lichtspalt und im Schatten beobachtet werden konnte. Nach Bedarf konnte hierbei die Lichtintensität durch Vorrücken von Milchglasscheiben oder Kuvetten mit Kupfersalzlösungen reguliert und farbiges Licht angewandt werden. Diese einfache Methode, die, wie es scheint, seit Engelmann nur Molisch angewandt hat, gestattete, mit Leichtigkeit die feinsten Bewegungsreaktionen von Einzellern auf geradezu unendlich variierbare Lichtreize unmittelbar zu verfolgen und nach einiger Übung mit dem Abbeschen Zeichenapparat auch aufzuzeichnen.

Die zu beobachtenden Algen wurden zur möglichst vollständigen Ausschaltung aller störenden chemotaktischen Einflüsse im Präparat mit Vaselin oder Terpentinharz eingekittet, um das Aufsuchen des Sauerstoffes am Deckglasrande zu verhindern. Zur Erzeugung von Sauerstoffmangel wurde nach Bedarf die Engelmannsche Bakterienmethode angewandt. Es ergab sich bald, dass dadurch erhöhte „Lichtsehnsucht" hervorgerufen wurde, welche namentlich

[1] Th. W. Engelmann, Über Sauerstoffausscheidung von Pflanzen im Mikrospektrum. (Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. 27. Bd. 1882. S. 485 bis 489.

bei Polytoma sehr prägnante Reaktionen auslöst; ohne das stört die Aerotaxis bis zum völligen Irrewerden.

Untersucht wurde stets in der unveränderten Flüssigkeit, in der die Zellen unter natürlichen Bedingungen leben. Dies hatte zwar den Nachteil, dass des öfteren die Möglichkeit und Wirklichkeit chemotaktischer Störungen eintrat, doch war dies immerhin das kleinere Übel, gegenüber der total veränderten physiologischen Situation, die sich durch vorheriges Überführen in reinere Flüssigkeiten ergab. Aus dem gleichen Grunde wurde bald auch die Anwendung von Ätherwasser und Gallerte unterlassen, die ja zur Herabsetzung der Beweglichkeit und zum leichteren Verfolgen der Einzelzellen im Gesichtsfelde ansonst wünschenswert war.

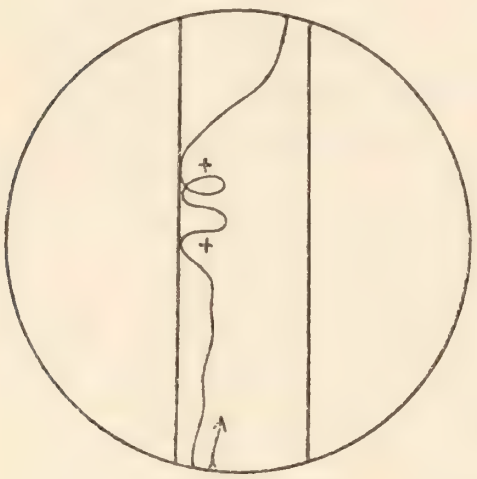


Fig. 1.

Auf diese Weise wurden folgende Beobachtungsreihen gewonnen:

Versuchsreihe I. In der Engelmannschen „Lichtfalle“ verhielten sich Polytoma und Euglena ungleich. Polytomaschwärmer kehrten bei dem Umherschweifen im ziemlich engen Lichtspalt an der Grenze des dunklen Gesichtsfeldes in auffälliger Weise um (vgl. Fig. 1). Auf 100 Zellen, die durch Umkehren auf den Lichtunterschied reagierten, kamen 28, die davon keine Notiz nahmen. Einige von den letzteren wurden verfolgt. Bei rascher Bewegung dauerte es maximal 12 Sekunden, bis sie durch Bewegungen den Unterschied der Lichtreizung verrieten. Es traten unruhig kreisende Bewegungen auf, wie sie in Fig. 1 der Tafel festgehalten sind, die man nicht anders als mit dem Prädikat „suchend“ charakterisieren kann und die teilweise wieder zur Lichtgrenze führten, wo sofort das „Suchen“ aufhörte und die normale Geisselbewegung einsetzte. Teilweise führten die „Suchbewegungen“ noch mehr ins Dunkel, und die Beobachtung musste aufgegeben werden. (Vergl. dazu Fig. 2 auf S. 29).

Überwiegend wich die Zelle, ganz nach Art der Purpurbakterien, bei den von Engelmann entdeckten und neuerdings von Molisch[1] eingehender studierten „Schreckbewegungen“ zurück, oft sprungartig (auf den Zeichnungen stets mit + bezeichnet), so dass hier sowohl die Unterschiedsempfindlichkeit

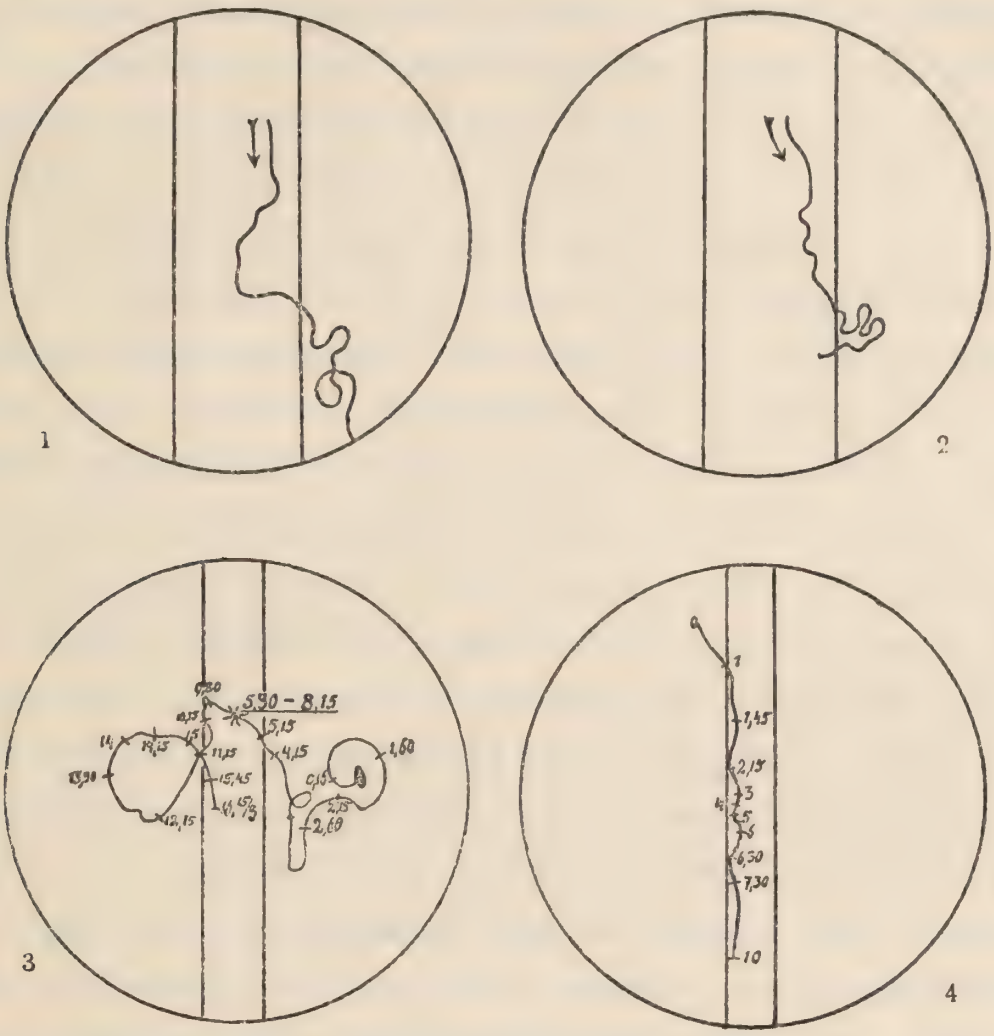


Fig. 2.
Reizbewegungen von Polytoma (1—2) und Euglena stagnalis (3—4) im Lichtspalt. 1—3 = typische „Suchbewegungen“.

gegen die Intensitätschwankungen als auch die Perzeption der Richtung der einfallenden Strahlen mit der wünschenswerten Präzision erschlossen werden kann.

Versuchsreihe II. Euglena stagnalis reagierte an wolkenlosem Tag bei Nordlicht nachmittags von 3—8 h prompt, Polytoma Uvella dagegen vormittags 10—12 h. Geissellose krie-

[1] H. Molisch, Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen. Eine mikrobiologische Studie. Jena, 1907. S. 33—41.

chende, träge Formen von Euglena wurden auf die Reaktionsdauer hin geprüft. Die Zellen krochen teils dem Rande des Lichtfeldes entlang; eine gelangte während 10 Minuten dreimal in die Dunkelheit, wandte sich aber immer binnen 45—60 Sekunden wieder zum Licht zurück. Bei anderen Versuchen war die Induktionszeit 40—75 Sekunden. Sie ist also höher als bei Ulothrix-Schwärmern und bei Haematococcus, die nach Strasburger schon nach 30 Sek. reagieren, jedoch geringer als bei Pilzen (Phycomyces reagiert nach Oltmanns auf heliotropische Reizung in 1—3 Minuten) oder gar bei Blütepflanzenkeimlingen als den heliotropisch empfindlichsten Pflanzenteilen, wo sie 7—15 Minuten, sogar bis 60 Minuten beträgt, steht jedoch den thigmotropischen Reaktionen der Ranken nach, da deren Induktionszeit nur 5—20 Sekunden beträgt. Als Präsentationswerte wurden 30—60 Sekunden ermittelt. Noch deutlicher als bei den schwimmenden Polytomeen trat das „Suchende" an den Bewegungen von kriechenden Euglenen hervor, wofür als veranschaulichender Beleg Fig. 5 der Tafel dienen möge.

Aus demselben Material wurden durch Zufuhr von frischem Wasser junge, frischgeteilte und lebhaft schwimmende Formen am nächsten Tage gewonnen, die sich sehr wenig „unterschiedsempfindlich" benahmen. Schwimmende Formen bei früheren Versuchen mit E. lacustris (aus Altwässern der Isar) gaben die gleichen prompten Reaktionen, wie von Polytoma bei Vers. I. geschildert. Besonders häufig sind Formen, die mit Geschick den Lichtspalt entlang schweifen und dem Rande mit Eleganz in weiten Kurven ausweichen. Einen klassischen Fall stellt Fig. 6 der Tafel dar, beobachtet an der schwimmenden stagnalis-Form der obigen Versuchsreihe, die, in die „Lichtfalle" stürmend, an eine Luftblase stiess, bis zum Rande des Lichtspaltes zurücksprang, auf den Dunkelheitsreiz neuerdings sprungartig bis zur Luftblase zurückschnellte und dann in raschem Bogen in den Lichtspalt enteilte.

Versuchsreihe III. Polytoma Uvella. Der Spiegel wurde auf unmittelbare „Sonnennähe" (2. XII.) eingestellt, jedoch zur Hälfte mit Seidenpapier abgeblendet, so dass nur ein kleines Segment

des Lichtspaltes sehr grell beleuchtet war, der übrige Teil aber mässige Lichtintensität aufwies.[1] Um dem Einwand zu begegnen, dass durch die Wärme täuschende Strömungen im Wassertropfen hervorgerufen werden, worauf Verworn[2] hinwies, wurden diese Versuche im Dezember angestellt. Kontrollversuche, bei denen eine ½ cm dicke Eisscheibe eingeschaltet wurde, ergaben dasselbe Resultat. Polytoma wurde, um äusserste Reizbarkeit zu erzielen, mit Vibrionen eingekittet, also Sauerstoffhunger ausgesetzt, und ca. 2 Stunden zuerst im verdunkelten Mikroskopkasten gehalten. Die Zellen durcheilten das Präparat hastig, geradezu stürmisch. Manche stürzten auf dem Wege nach einer Luftblase (wo sie mit Enchelys zu Hunderten versammelt waren) mitten durch den „Sonnenbezirk". Andere schiessen hinein und bleiben dort unbeweglich (Lichtstarre). Der grösste Teil weicht jedoch sprunghaft aus oder wird ebenso rapid „abgestossen", wie zuvor „angezogen", wofür Fig. 4 und 8 der Tafel als Erläuterung dienen mögen.

Fig. 3.
Taumelbewegungen von Polytoma Uvella.

Manchmal traten an der Grenze des intensivsten Lichtbezirkes taumelnde „Suchbewegungen" auf, wie ansonst im Dunkeln, bevor die „Abstossung" sich einstellte (siehe Fig. 3).

Versuchsreihe IV. Künstlich erzeugte „heterogene Induktion" bei Polytoma Uvella. Dasselbe Material wie bei dem vorigen Versuche. Der ganze Lichtspalt im konzentrierten Sonnenlicht abgeblendet. Dadurch Erzeugung einer „Lichtfalle". Dann wurde plötzlich 5 Sekunden lang volles Sonnenlicht eingelassen[3]. Dadurch konnte die „Umstimmung" unmittelbar beobachtet

[1] Bei Anwendung schwarzer Sonnenbrillen (Schneebrillen) oder von Rauchgläsern sind solche Beobachtungen zwar schwierig, doch nicht ohne allzu grosse Anstrengung auszuführen.

[2] M. Verworn, Psycho-physiologische Protisten-Studien. Jena 1889. S. 64.

[3] Bei teilweiser Besonnung des Lichtspaltes werden die Wirkungen zu unsicher.

werden. Als „Durchschnitt“ diene folgende Schilderung: In der Lichtfalle sind 35 (bis etwa 40) Zellen versammelt. Nach der Intensitätsschwankung waren 6 „lichtstarr“ am Platze, 5 bewegten sich im Gesichtsfelde, die übrigen (24—29) waren verschwunden, also wohl enteilt. Die Zählungen liessen sich unter diesen Umständen nicht ganz genau ausführen, doch ändert dies nichts an dem Gesamtresultat, dass man sich bei solcher Versuchsanordnung unmittelbar von der heliotropischen Reizverwertung überzeugen kann, da die gleichen Zellen, die bei mässiger Helligkeit positiv phototaktisch reagierten, sich binnen 5 Sekunden bei direktem Sonnenlicht als negativ phototaktisch erwiesen.

Versuchsreihe V. Versuch III mit Euglena stagnalis wiederholt. Ruhende, scheinbar geissellose Zellen beginnen nach 9 Sekunden unter dem Einfluss direkten Sonnenlichtes Schwimmbewegungen. Das Entstehen der Geissel konnte natürlich nicht verfolgt werden; ebenso konnte, da die Zellen ja unbehelligt bleiben mussten, nicht festgestellt werden, ob sie vorher wirklich geissellos waren. Ein Irrtum ist diesbezüglich nicht ausgeschlossen. Der grössere Teil der Euglenen schwamm bei solchen Versuchen ins Dunkle. Einige schwimmen zum sonnigen Segment, wo sie lichtstarr werden. Einige vollführen taumelnde Suchbewegungen. Zahlreiche schwimmen nach einiger Zeit aus dem Dunkeln wieder ins Helle und bleiben im mittleren Helligkeitsfeld still. Es gibt also individuelle Unterschiede.

Versuchsreihe VI. Versuch IV mit beweglichen Euglena stagnalis wiederholt. Meist nach 3—4 Sekunden Lichtstarre, wobei sie sich eiförmig zusammenziehen. Bei Verdunkelung beginnt schon nach 8—16 Sekunden Metabolie, nach Erhellung Geisselbewegung. Schwimmende Formen werden durch das Lichtbündel direkter Besonnung sehr beschleunigt, angezogen, abgestossen, doch alles nicht so prompt wie bei Polytoma[1].

[1] Beispiel als durchschnittliches Ergebnis: Von 4 schwimmenden Zellen, die bei abgeblendetem Licht binnen 2½ Minuten fünfmal an der Dunkelheitsgrenze umgekehrt sind, wurden 2 nach direkter Besonnung lichtstarr, 2 flohen sofort.

Versuchsreihe VII. Umstimmungen mit ruhenden Euglenen. E. stagnalis, kugelig zusammengezogen und ruhend vom Dunkel in erst mässiges, dann grelles Sonnenlicht überführt, begann nach (durchschnittl.) 6 Sekunden zu schwimmen und reagierte dann prompt photophob.

Versuchsreihe VIII. Kontrollversuch. Die Bewegungen von Euglena stagnalis, lacustris und Polytoma Uvella wurden an den Präparaten, die zu den Versuchen III—VI gedient hatten, nach einer Ruhezeit von 30 Minuten im dunklen Mikroskopierkasten, doch bei normalem Lichtfeld (weiteste Blende, doch mittelstarkes Licht) aufgezeichnet (Fig. 7 und 9 der Tafel).

Untersucht bei 40 Euglenen und 60 Polytomeen. Erwies sich als zweckloses Umherschweifen bei Euglena; als sicheres ziemlich geradeliniges Schwimmen bei Polytoma, die manchmal vor etwas Unsichtbarem stutzt, manchmal bei drohendem Zusammenstoss mit einem Infusorium (z. B. Enchelys) hastig zurückspringt, aber nach dieser „Schreckbewegung“ ihren Weg wieder fortsetzt. Vor festen Körpern und Luftblasen wird meist ausgewichen; oft schlagen sie dann die umgekehrte Bewegungsrichtung ein. Oft wird beim Ausweichen der Gegenstand geschickt umkreist. Das Verhalten ist also völlig anders, als bei Lichtintensitätsschwankungen und einseitigen Lichtreizen, womit die spezifische, an die Sachlage angepasste Teleologie jener Reaktionen erwiesen ist.

Versuchsreihe IX. Einfluss des Lichtes verschiedener Wellenlängen, mittels Farbgläser untersucht. Polytoma flieht vor grünem Licht. Blaues gleichgültig. Rotes wird gesucht und in sehr grosser Intensität ertragen. Euglena benimmt sich entsprechend, doch weniger prompt und zuverlässig, sucht öfter Blau.

Versuchsreihe X. Vergleich der Reaktionen von Euglena stagnalis und Polytoma unter gleichen Bedingungen. Durchschnittszahlen aus 10 Versuchen: Bei hellem Südlicht 12h Mittag (Mai und Dez.) reagierten im gleichen Präparat durch Lichtsuchen je 17 Euglenen; es reagierten nicht 5. Polytoma reagierte zielstrebig 7 mal, reagierte nicht 21 mal. (Durchschnitt aus je 10 Versuchen.)

Bei verdüstertem Spiegel (vorgestellte blaue Lichtfilter), sonst gleicher „Lebenslage“ stellte sich das Reaktionsverhältnis folgendermassen dar:

Euglena reagierte teleologisch 1 mal (3 mal unbestimmt),
Polytoma „ „ 16 „
Euglena „ nicht . . 6 „
Polytoma „ „ . . 10 „

Also ist erwiesen, dass Polytoma anders abgestimmt ist als Euglena. Demgemäss findet sich die gröste Zahl der Polytomen nicht im grünen Saum (von Euglenen gebildet) der Gefässe, sondern in schillernden Häuten an der Oberfläche und in der Mitte der Gefässe.

Versuchsreihe XI. Dieselbe Polytomazelle wurde auf „Automatizität“ der phototaktischen Reaktion untersucht. In nachfolgenden Tabellen bedeutet + = zielstrebige Reaktion, — = gleichgültiges Verhalten.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	= Zahl der Versuche
1)	+	+	+	—	+	—	—	die Zelle verlor sich im dunklen Teil d. Gesichts-									
2)	—	—	—	—	—	+	—	verlor sich									[feldes
3)	—	—	—	+	—	—	—	+	—	verlor sich							
4)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	verlor sich

Zu bemerken ist, dass jede Zelle immer nach Gelingen der „Reaktion“ oder Misslingen innerhalb einer Minute von neuem (durch Verschieben des Objektträgers) vor die Aufgabe gestellt wurde, aus dem dunklen Teil des Gesichtsfeldes in den Lichtspalt zurückzufinden. Als „Gelingen“ wurde hierbei sofortiges Umkehren und direkte Rückkehr in das Licht betrachtet.

Versuchsreihe XII. Derselbe Versuch, mit Euglena stagnalis angestellt, ergab folgende Resultate:

	1	2	3	4	5	6	= Zahl der Versuche
1)	+ (8)	—	+	+	+	—	verlor sich
2)	+ (6)	+ (18)	+ (22)	—	verlor sich		
3)	+	+	+ (26)	—	„	„	
4)	+	+ (6)	+	+ (24)	—	verlor sich	

Der Versuch war insofern modifiziert, als die in Klammern beigesetzten Ziffern die Sekundenzahl angeben, währendder es der Zelle gelang, sich in das Licht zurückzuarbeiten. Keine Zahl bei + bedeutet sofortige Reaktion.

Es ergab sich also, dass die Reaktionen nichts Automatisches, sondern viel mehr „Willkürliches“ an sich haben. Die Zahl der Versuche genügte nicht, um Ermüdung oder Einübung einwandsfrei festzustellen. (Es ist nämlich sehr schwer, dieselbe Zelle oft hintereinander im Gewimmel immer mit Sicherheit wiederzufinden.)

Versuchsreihe XIII. Reaktionsstatistik, um dem „Zufallseinwand“, d. h. dem Einwurf zu begegnen, dass die variablen Ergebnisse mit demselben und mit allen Individuen nicht auf Gesetzmässigkeit der Reaktion schliessen lassen.

Es wurden auf „teleologische Reaktionsfähigkeit“ geprüft 103 Euglena stagnalis-Zellen, von denen positives Ergebnis bei 79 erzielt wurde. (Summe gewonnen aus verschiedenen Fundorten unter verschiedenen „Lebenslagen“.)

Von 234 daraufhin untersuchten Polytoma Uvella-Zellen reagierten teleologisch 181. (Unter gleichen Bedingungen wie Euglena.)

Damit ist es jedem Zweifel entrückt, dass Polytoma und Euglena Lichtreize teleologisch zu verwerten pflegen.

Versuchsreihe XIV. Die reizverwertende Tätigkeit einzelner Euglena stagnalis-Zellen wurde durch Notizen genau festgestellt. Als typischer Fall kann folgende Beobachtungsreihe gelten: Ein gesundes (= frischaussehendes), lebhaft bewegliches, schwimmendes Zellchen, bei Südlicht an wolkenlosem Tage von 2—3 h nachmittags im Lichtspalt beobachtet, reagierte beim Überschreiten des linken (vom Beschauer) Dunkelheitsrandes durch eine Drehung und Kurve nach dem Licht, so dass es in 8 Sek. wieder den Lichtspalt gewann. Hierauf wurde der Objektträger so verschoben (währenddem der Spiegel verdunkelt war), dass die Zelle an die rechte Lichtgrenze kam und bei Einhalten der Richtung ihrer Bewegung sofort ins

Dunkel hätte geraten müssen. Sie hielt 6 Sekunden lang den eingeschlagenen Kurs. Dann Sistieren der Geisselbewegung, Metabolie und pendelndes Suchen, bis nach 34 Sekunden wieder der Lichtstreif gewonnen wurde. Die gleiche „Problemstellung" für die Zelle wiederholt. Sie reagiert nicht. Bei nochmaliger Wiederholung zieht sie der Lichtgrenze (aber noch im Licht) entlang. Bei drittmaliger Wiederholung stellt sie sich mit dem den Augenfleck tragenden Vorderende senkrecht zur Schattengrenze[1] und zieht dann aufwärts die Schattengrenze entlang. Nun ins Dunkle gebracht, verliert sie die Geisselbewegung, wird metabolisch, drei Minuten lang ohne Erfolg. Wieder ins Licht geschoben, gewinnt sie die Beweglichkeit zurück und zieht dem Lichtstreifen in seiner Mitte entlang. Währenddem plötzlich durch einen Schattenstreifen gereizt, biegt sie prompt zum Licht aus, schwimmt von da im Bogen durchs Dunkel, kehrt ins Licht zurück, kriecht an der anderen Seite zum Schattenrand, stutzt sofort, stellt sich senkrecht zur Schattengrenze und kehrt gleich in das Licht zurück.

Dieses Verhalten ist der unzweifelbare Ausdruck einer teleologischen und mit „frei kombinierter" Benützung der jeweiligen Sachlage manchmal versagenden, daher durchaus nicht automatenhaften, keineswegs nur reflexhandlungsartigen Verwertung der Lichtreize.

Aus diesem Komplex der Tatsachen, der sich auf insgesamt mehr denn 500 Einzelversuche aufbaut, also genügende Garantie bietet, lassen sich einige Schlussfolgerungen von allgemeiner Bedeutung mit Sicherheit ableiten.

Bevor dies geschieht, sollen hier jedoch noch einige Nebenresultate dieser Versuchsreihen Platz finden.

Bei den Versuchen wurde immer wieder die Erfahrung gemacht, dass die unsicher oder nicht reagierenden Zellen gewöhn-

[1] Von Stahl auch bei unbeweglichen Euglenen beobachtet. Vergl. E. Stahl, Über den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung etc. Botan. Zeitung. 1880.

lich solche von rascher Bewegung sind. Solche schiessen leicht weit in das Dunkel, ohne anhalten zu können, und finden dann nur schwer oder nicht heraus. Die fast ausnahmslos einsetzenden suchenden, kreisenden Bewegungen geben Gewissheit, dass die Zelle auch in diesen Fällen „zielstrebig“ reagiert, und das ist ja das durch unsere Versuchsanordnungen Gesuchte. Die Bilanz der „Treffer“ verschiebt sich also bei Erwägung dieser Umstände noch sehr zugunsten eines aus diesen Resultaten gezogenen Schlusses auf die teleologische Reaktionsfähigkeit der Zelle.

Ferner zeigt sich (bei Polytoma), dass Zellen mit nur geringem Stärkegehalt, ferner kleinere Zellen (also wohl jüngere Zellen) exakter reagieren. Bei Euglena ist Photophobie ausgesprochener als Photophilie. Bei Polytoma konnte ich darüber zu keinem sicheren Urteil gelangen[1]. Ebenso gewann ich den Eindruck, dass Jahreszeit und Tageszeiten — abgesehen von den Lichtverhältnissen — Einfluss auf die Ausführung der Reaktionen haben; wenigstens deuten Unterschiede der Reaktionen bei demselben künstlichen Licht zu verschiedenen Tageszeiten darauf. Dies stimmt mit einer Erfahrung von Jost (cit. in Oltmanns' Algenwerk Bd. II, S. 222), dass Volvox im Oktober nicht so reagiere wie im Sommer. Doch habe ich darüber zu wenig Erfahrungen, um mehr als diese Andeutung wagen zu können[2].

Die Versuchsergebnisse deuten mit Bestimmtheit darauf, dass die Bewegungen nicht durch Lichtreize allein gelenkt werden, sondern die Resultante verschiedener zusammenwirkender, sich steigernder oder gegenseitig herabsetzender Reaktionen darstellen. Dies darf bei ihrer Beurteilung nie ausser acht gelassen werden und erklärt einen Teil der „ateleologischen“ Reizantworten. Manchmal steigern sich die ablenkenden Einflüsse

---

[1] Im Jahre 1892 bezeichnete ich die Zellen als photophob. Das möchte ich heute modifizieren.

[2] Natürlich kann diese Wirkung wohl nur als eine indirekte (durch Änderung des Ernährungszustandes etc.) angesehen werden.

derart, dass man das Konkurrieren der verschiedenen Reizquellen deutlich erkennt, so, wenn im höchsten Sauerstoffhunger Polytoma mitten durch den hellen Sonnenbezirk schiesst, ohne auf das Licht zu reagieren. Es zeigt sich ja auch darin ein teleologisches Moment, dass im Falle eines derartigen Wettbewerbes zwischen Bedürfnisreiz und äusserem Reiz die Reaktion nach dem Lebenserhaltenden zielt. Allgemeine Erwägungen und mehrfache Beobachtungen, die auf diesen Punkt hin angestellt wurden, lassen etwa auf folgende, dem Heliotropismus entgegenwirkende Faktoren schliessen:

1. Das Sauerstoffbedürfnis, das bei Polytoma sehr stark und auch bei Euglena so ausgesprochen ist, dass sie bei schwacher Beleuchtung eher den Tropfenrand, als das Licht aufsuchen. 2. Mechanische Ursachen, worauf das Stutzen und Umkehren vor festen Gegenständen, Infusorien usw. deutet. 3. Chemische Reize, die bei beiden saprophilen Wesen sehr stark wirken. 4. Thermische Reize, wofür ich in meiner Abhandlung vom Jahre 1893[1] für Euglena experimentelle Belege beibrachte. 5. Schwerkraftsreize. 6. Innere Umstimmungen, die sich aus dem Verhalten der Zellen in verschiedenem Alter, nach verschiedenen Fundorten und Tageszeiten etc. erschliessen lassen.

Daraus ergibt sich, dass die Bewegungen von Euglena-Polytoma und der anderen Algen auf Lichtreize nicht völlig und nicht ohne Kritik aus dem Licht als einzigem Induktor erklärt werden können. Trotzdem ändert dies an der Beweiskraft der hier daraus zu ziehenden Schlüsse nichts, da namentlich durch die vergleichenden Experimente der Versuchsreihen VIII und X, sowie durch die Reaktionsstatistik, die verschiedene Fundorte und Lebenslagen bei gleichbleibendem Lichtfaktor umfasst, dargetan wurde, dass die Reaktionen hauptsächlich durch Licht ausgelöst wurden. Die anderen Faktoren erklären nur, warum durchschnittlich 24.2 % der Euglenen und 22.6 % der Polytomen nicht prompt und exakt reagierten. Zu bedenken ist übrigens, dass die Verhältnisse in der Natur noch

[1] op. cit. S. 152.

anders liegen müssen, da durch die Versuchsanordnung und zwar durch die Einkittung eine gleichmässige Sauerstoffspannung erzeugt, durch die Verdunkelung des Präparates auch einseitige Erwärmung vermieden und im Tropfen so ziemlich auch eine gleichmässige chemotropische Situation geschaffen war.

Welches sind nun nach Anrechnung aller dieser Umstände die gemeingültigen Sätze, die sich aus einem so reichhaltigen Erfahrungsmaterial ableiten lassen?

Zu diesem Zweck wird es sich empfehlen, aus der protokollarischen Darstellung unserer 14 Versuchsreihen die jeweils erhaltenen Hauptresultate in Kürze zusammenzustellen. Wir haben gesehen:

Polytoma und Euglena reagieren auf mässigstarke Lichtreize durch beschleunigte Richtungsbewegungen nach der Lichtquelle zu, wobei sie an der Grenze verdunkelter Regionen des Tropfens, in dem sie leben, oft anhalten, sprungartig zurückprallen, normalerweise umkehren.[1] Ins Dunkel geraten, vollführen sie so lange suchende Bewegungen, bis sie beleuchtete Stellen erreichen. Vor sehr starker Beleuchtung (direktem und konzentriertem Sonnenlicht) weichen sie jedoch zurück, wissen sie zu umgehen und vor ihr zu fliehen. Ruhende Euglenen werden durch starke Beleuchtung beweglich und zur Flucht veranlasst (typische Photokinesis nach Art der Purpurbakterien). Es lassen sich so künstlich Umstimmungen erzielen, wobei dieselbe Zelle im Verlaufe weniger Minuten mässige Helligkeit der Dunkelheit vorzieht, ihre Bewegung aber sofort rückläufig macht, sobald sie an Stellen mit direktem Sonnenlicht gelangt. Alle diese Bewegungen verlaufen anders, je nach der Art der Alge, der Lebenslage, dem Alter, der Farbe des Lichtes. Sie verlaufen jedoch niemals automatisch, sondern dieselbe Zelle reagiert verschieden je nach der jeweils gegebenen Sachlage in freier Kombination. Sie reagiert nicht mit unfehlbarer Sicherheit, sondern oft suchend, irrend, unzulänglich,

[1] Also apobatische Prosphototaxis im Sinne Rotherts.

die Teleologie ihrer Reaktion oft nur durch die in ihr stets kundgegebene Zielstrebigkeit verratend. Sie reagiert aber immerhin, ihr Ziel erreichend, in 75.8% (Euglena) und 78.4% (Polytoma) der Reizwirkungen, also so oft, dass das Teleologische ihrer Reaktion unzweifelhaft ist. Diese Resultate wurden durch die Untersuchung von mehreren hundert Polytoma- und Euglenazellen von verschiedener Lebenslage, vielen Fundorten[1] zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten im Laufe von zwei Jahren gemacht, durch nebenher laufende, gleiche Resultate ergebende Untersuchungen an verschiedenen Euglena-, Lepocinclis-, Phacus-, Chlamydomonas-, Gonium-, Trachelomonas-Arten bestätigt, sie beanspruchen also mit Recht weitere Gültigkeit.

Das ist die Sachlage.

Ich schmeichle mir nicht, mit ihrer Aufdeckung die Sinnesphysiologie der Pflanze mit prinzipiell neuen Tatsachen bereichert zu haben. Sowohl die Tatsachen der Phototaxis, der Photokinesis, der Photometrie als auch der heterogenen Induktion sind längst bekannt. Aber, indem die näheren Umstände und der Ablauf der Bewegungen unter variierten Bedingungen nun zum erstenmal unter einem neuen Gesichtspunkte erforscht wurden, ergab sich eine Weiterung der Erkenntnis durch den empirisch erbrachten Beweis, dass die Bewegungen gewisser freischwimmender und kriechender Algen auf Lichtreize nicht nur zielstrebig, also teleologisch sind, sondern oft weit über die Automatizität einfacher Reflexe sich erhebend, frei kombinierte Reflexe darstellen, die parallel der Variation der Reizbedingungen auch variabel verlaufen. Sie stellen mithin Reizantworten, mit einem noch glücklicher gewählten Terminus: Reizverwertungen dar.

Sie erfüllen damit auch die von W. v. Bechterew[2] als Kriterium des Psychischen aufgestellte Forderung, Bewegungen zu sein, die

[1] Umgebung von München, Alpen, Stuttgart, Dinkelsbühl in Franken.

[2] W. v. Bechterew, Psyche und Leben. Wiesbaden. 1908. S. 60 und 69.

nicht direkt von einem äusseren Reize abhängen, sondern auf inneren Antrieben des Organismus auf Grund früherer Einwirkungen beruhen.

Damit ist in die Sinnesphysiologie der Pflanzen zum erstenmal auf experimentell-empirischer Basis ein neuer Begriff, jener der Reizverwertung, eingeführt, der in logischer Folge zu einer Revision der — wie ich in meinem „Leben der Pflanze“ [1] an zahllosen Stellen dargelegt und im ersten Abschnitt dieser Abhandlung begründet habe — so durchaus widerspruchsvollen Tropismentheorie führen muss.

Da freikombinierte Reflexe ohne ein sich im Ablauf der Reizkette äusserndes, wählendes, urteilendes Prinzip (wenn auch einfachster Natur) undenkbar sind, so ist der Begriff der Reizverwertung ein psychischer Begriff, womit die aus den pflanzlichen Sinnesorganen und der Sinnesphysiologie der Pflanzen logisch folgende Ergänzung der Pflanzenphysiologie mit einer Psychologie wieder an einem neuen Punkte angebahnt ist[2].

Im engeren ist damit zugleich die erste logisch befriedigende Erklärung der rätselhaften „Umstimmung“ (heterogene Induktion) als eines klassischen Falles von Reizverwertung im Pflanzenleben ermöglicht.

III.

Die so gewonnenen Resultate erhalten im Sinne unserer im ersten Abschnitt dieser Abhandlung vorgetragenen Theorie jedoch noch eine besondere Stütze durch folgendes:

Die Reizverwertungen von Euglena und Polytoma scheinen an die Inanspruchnahme eines besonderen Perzeptionsapparates gebunden zu sein. Wenigstens hat man seit Ehrenberg im Jahre 1831 dem sogenannten Pigment- oder Augenfleck (Stigma) bei Euglena die Stelle eines lichtperzipierenden Organs beigemessen,

[1] R. H. Francé, Das Leben der Pflanze. Stuttgart, 1907. Bd. II. S. 252, 246—247, 250—251, 254, 275, 277—278, 437, 439, 443 etc.

[2] Vgl. hierzu ausser dem obengenannten Werk noch R. H. Francé, Grundriss einer Pflanzenpsychologie, als einer neuen Disziplin induktiv forschender Naturwissenschaft. (Zeitschr. für den Ausbau d. Entwicklungslehre.) 1907. S. 97.

ohne jedoch dieser Frage vor 1882 experimentell näher getreten zu sein. Im genannten Jahr publizierte Th. W. Engelmann seine für die Reizphysiologie der Einzeller wahrhaft grundlegende Arbeit[1], in der er, nach Arbeiten mit dem Mikrospektralobjektiv, die sich auf Navicula, Paramaecium Bursaria, Euglena viridis und ihre Verwandten erstreckten, mit Bestimmtheit behauptete, dass der Augenfleck bei der Lichtperzeption von Euglena irgendwie beteiligt sei. Er äussert sich dort folgendermassen: „Achtet man genau auf das, was geschieht, wenn eine Euglena, das ovale Ende voraus, die Grenze zwischen Licht und Dunkel in der Richtung nach dem letzteren zu eben überschreiten will, so bemerkt man, dass die Reaktion meist erst nach dem Moment beginnt, in welchem die Gegend des im farblosen Vorderende gelegenen Pigmentfleckes ins Dunkel eintaucht". . . . „Die Lichtperzeption von Euglena hat also ausschliesslich am chlorophyllfreien Vorderende des Körpers ihren Sitz". „Meine anfängliche Vermutung aber, dass der Pigmentfleck die Stelle näher anweise, an der die Lichtperzeption zustande kommt, hat sich nicht bestätigt. Bei sehr grossen, langsam schwimmenden Euglenen konnte ich neuerdings wiederholt ganz sicher konstatieren, dass die Reaktion erfolgte, noch ehe der Pigmentfleck ins Dunkel tauchte. Es ist also das farblose durchsichtige Protoplasma am vorderen Körperende der Ort, an welchem die primäre Erregung durch Licht stattfindet. Trotzdem wäre es, wie mir scheint, voreilig, dem Pigmentfleck jede Beziehung zur Lichtempfindung abzusprechen. Er könnte ja in ähnlicher Weise wie bei höheren Tieren die Pigmentschicht der Retina funktionieren, etwa durch Mitwirkung bei der Bereitung lichtempfindlicher Substanzen. Immerhin mag man einstweilen fortfahren, ihn den Augenfleck zu heissen."[2]

Diese Beobachtung wurde viel zitiert, aber noch nicht nachgeprüft. Versuche, die mit Euglena stagnalis, E. spirogyrae,

[1] Th. W. Engelmann, Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen (Archiv. f. d. ges. Physiologie v. E. V. W. Pflüger. 29. Bd. 1882).

[2] Engelmann, op. cit. S. 396.

E. deses angestellt wurden, ergaben ihre Richtigkeit insofern, als der gesamte Zellkörper ohne das Vorderende nach Belieben verdunkelt oder erhellt werden kann, ohne dass binnen 60 Sekunden eine ausgesprochene kinetische Reaktion darauf erfolgt[1], was festzustellen insofern schwierig ist, als bewegliche Zellen, die allein dazu tauglich sind, selten so stille halten, dass man jede Aufnahme von Lichtschwankungen durch das Vorderende mit Sicherheit ausschliessen kann. Dagegen erfolgte in der üblichen Präsentationszeit und im gewohnten Prozentsatz der Fälle teleologische Reaktion, wenn nur das Vorderende mit dem, aber auch ohne das Stigma beleuchtet bezw. verdunkelt wurde. Da auf Verdunkelung des hinteren (grünen) Teiles oder bei Erhellung des grünen Endes häufig mehr oder minder lebhafte Metabolie einsetzte, ist es nicht ausgeschlossen, dass auch bei Euglena der Chloroplast in ähnlicher Weise Lichtempfindung vermittelt, wie bei Mesocarpus oder im Chlorophyllapparat höherer Pflanzen. Nur Richtungsbewegungen wurden nicht erzielt, bevor nicht der „Mundfleck" gereizt wurde. Dagegen ist es die Regel, dass Euglenen sich mehr bis minder senkrecht zum Verlauf der Schattenlinie einstellen und wie ein Tier „den Kopf ins Dunkel stecken"; erst, nachdem das geschehen, erfolgt eine Reaktion.

Dies wirft Licht auf die Existenz und eigentliche Funktion eines spezifischen Lichtrezeptors. Ich habe davon folgenden Eindruck: Engelmann hat tatsächlich recht mit seiner Behauptung, dass das farblose Plasma am Vorderende (das man nach Analogie der Schwärmsporen auch hier als Mundfleck bezeichnen kann) die Stelle der eigentlichen Perzeption ist[2]. Nur möchte ich das insoweit modifizieren, als ich mich zur Annahme berechtigt fühle, dass mit dem Mundfleck in erster Linie die Richtung des Lichteinfalles wahrgenommen wird, dass aber ausserdem

---

[1] wohl aber eine metabolische.

[2] Insofern ist Jost (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1904, S. 679) nicht im Unrecht, wenn er dem Stigma eine Bedeutung für die „Lichtperzeption" abspricht.

noch eine schwache Lichtempfindlichkeit der Chloroplasten vorhanden ist.

Zu dieser Auffassung drängt mich besonders die merkwürdige „Richtung“ der Zellen, und mit ihr sehr wohl vereinbar ist der Gedanke, dass dann das eigentliche Stigma wirklich die Retinafunktion hat, die ihr Engelmann zuerkennt. Dass der Augenfleck nicht die eigentliche Perzeptionsstelle sein kann, geht schon aus der einfachen Erwägung hervor, dass es mehr lichtempfindliche Pflanzen gibt, die kein Stigma besitzen, als solche mit dieser Differenzierung. Es genügt, diesbezüglich an die so lebhaft reagierenden Desmidiaceen, Zygnemaceen, Oszillatorien und die Plasmodien der Myxamœben, sowie Schwärmsporen der Chytridiaceen zu erinnern, welch letztere dazu noch farblos, also scheinbar an den Lichtverhältnissen ganz uninteressiert sind[1]. Die Lichtwahrnehmung wird also zweifellos von dem Plasma selbst geleistet, und das Stigma hat nur die Bedeutung eines Hilfsapparates.

Es fragt sich nun, in welcher Weise es die Lichtperzeption unterstützen kann.

Um dies zu entscheiden, können in erster Linie durch Zergliederung seines Baues Anhaltspunkte gesucht werden. Ich habe mich dieser Aufgabe bereits vor mehr denn 15 Jahren gewidmet und damals von zahlreichen Euglenen und Volvocineen und zwar den Gattungen Euglena (11 Arten), Phacus (5 Arten), Trachelomonas (3 Arten), Lepocinclis, Peranema, Chlamydomonas (3 Arten), Carteria, Chlorogonium, Gonium (2 Arten), Spondylomorum, Pandorina, Eudorina, Volvox (2 Arten), Poly-

[1] Gerade diese farblosen Schwärmer bieten der Reizphysiologie das interessanteste Problem. Vorläufig sind nur drei solcher Fälle von Phototaxis bei farblosen schwimmenden Mikroorganismen bekannt: von Polyphagus Euglenae, der auf Euglena schmarotzt, von Chytridium vorax (auf Haematococcus lacustris) und Bodo sp. (auf Carteria multifilis), die aber alle den Reizbewegungen ihrer Opfer folgen! Rothert (in Flora 1901, S. 372) nennt dies „eine Anpassungserscheinung mit Nutzen, die aus Bedürfnis entstand.“ Diese überaus merkwürdige teleologische Erscheinung verdient zum Gegenstand einer biologischen Sonderuntersuchung gemacht zu werden.

toma, sowie von farblosen und braunen, doch stigmenführenden Flagellaten: Anthophysa, Monas vivipara und Dinobryon, sowie Synura, mehrere tausend Individuen auf den Bau ihres Augenfleckes untersucht und darüber in der „Zeitschrift f. wiss. Zoologie“ berichtet[1]. Als wesentlichstes Ergebnis meiner damaligen Studien liess sich folgendes feststellen: Das Stigma der Euglenen ist anders gebaut als das der Volvocineen, innerhalb derer sich auch noch erhebliche Unterschiede finden. Bei den ersteren besteht es aus einem retikulären plasmatischen Stroma, in das rote, ölige Tröpfchen eingelagert sind. Diese Tröpfchen sind in Alkohol und Äther löslich und fliessen bei hoher Temperatur zusammen, durch Jodalkohol und Osmiumsäure werden sie geschwärzt. Schwefelsäure bläut sie aber nicht, wie ich neuestens gesehen habe. Sie verhalten sich also ähnlich wie das Hämatochrom (Lipochrom, Karotin), das von Algenzellen auch sonst ohne Schwierigkeit als biologischer Stoff gebildet wird und namentlich den Sphaerella-arten, sowie Euglena sanguinea zu besonderer Beachtung verholfen hat.

Overton[2] fand bei Volvox, dass sich der Farbstoff der Stigmata chemisch so verhielt wie der rote Farbstoff in den Dauersporen der genannten Alge.

Dieses Hämatochrom entspricht in seinem chemischen Verhalten dem von mir neuerdings darauf geprüften roten Farbstoff in den Augen der Rädertiere (Monostyla, Brachionus), ja es scheint vielleicht gewisse Beziehungen zu dem Sehpurpur zu haben, der die Stäbchen der Netzhaut bei den meisten Wirbeltieren, vor allem bei dem Menschen durchtränkt. Vergleichende mikrochemische Untersuchungen darüber wären sehr erwünscht. Seine physiologische Rolle ist noch durchaus nicht aufgeklärt, denn es ist nur

---

[1] R. Francé (meine Familie schrieb sich fälschlich bis 1895 Franzé, weshalb meine älteren Arbeiten stets so unterzeichnet sind und auch so zitiert werden — erst von da ab wurde die richtige Schreibweise festgestellt). Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. 1893.

[2] E. Overton, Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox (Botanisches Zentralblatt 1889). S. 215.

eine Annahme, dass er nach Art der Sensibilisatoren in der photographischen Technik wirkt. Nur so viel ist sicher, dass er stark lichtempfindlich ist und sich in grellem Licht rasch zersetzt. Versuche mit lichtstarren Euglena deses und stagnalis, die 10 Minuten bis eine Stunde lang dem grellsten (durch Beleuchtungsapparate konzentrierten) Sonnenlicht bei sonstiger Fürsorge gegenüber dem Vertrocknen und Erwärmen ausgesetzt waren, ergaben, dass das Stigma dadurch unverändert blieb, jedoch etwas helleres Rot anzunehmen schien, welche Unterschiede sich jedoch im zerstreuten Licht binnen einer halben Stunde wieder verwischten.

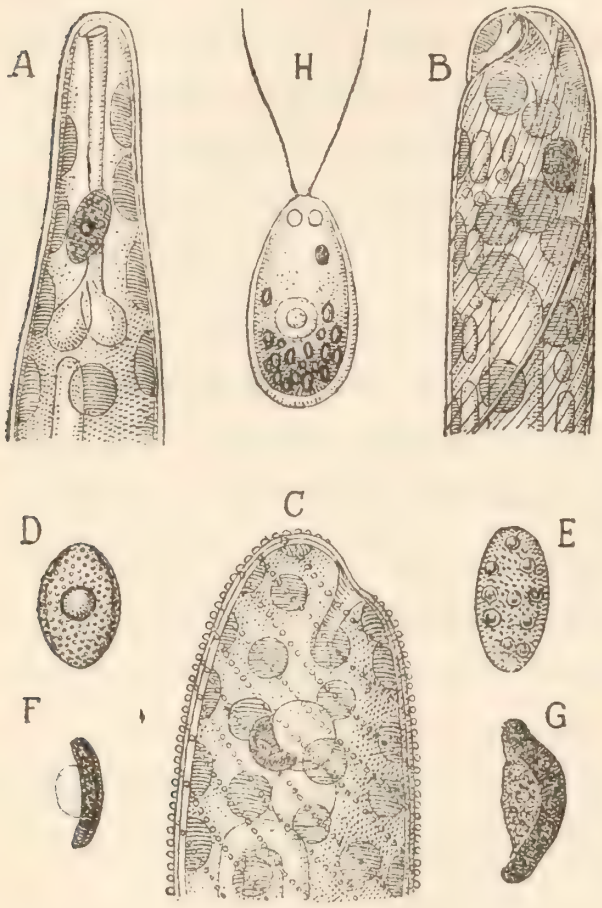


Fig. 4.
Der feinere Bau der Augenflecke.
A = Euglena acus. B = E. oxyuris. C = E. spirogyrae. D = E. acus. E = E. velata. F. = Trachelomonas volvocina. G = Phacus longicauda. H = Polytoma Uvella.

Es kann daran kein Zweifel sein, dass diese Farbstoffschicht Lichtstrahlen (auch Wärmestrahlen) absorbiert, daher einem Perzeptionsapparat zur Unterscheidung von Lichtintensitäten wirklich Dienste leisten kann. Ausserdem wirkt sie zweifelsohne auch als Lichtschirm. In diesem Sinne hat sie 1904 auch G. Haberlandt aufgefasst, wenn er sagt: „Der Augenfleck selbst hätte mithin bloss die .Bedeutung eines Hilfsapparates; am nächsten liegt es, anzunehmen, dass er gleich den ‚Pigmentbechern' tierischer Augen als Lichtschirm fungiert, der die lichtperzipierende Plasmapartie vor allseitiger Belichtung schützt und so die Wahrnehmung der Richtung des einfallenden Lichtes erleichtert."

Zu dieser Auffassung berechtigt vor allem auch die eigenartige Lagerung des Stigmas, für das sich nach diesen Erfahrungen

wohl am besten der von mir 1893 vorgeschlagene Name Pigmentosa empfiehlt. Bei den Euglenen (siehe Fig. 4, C) ist die Pigmentosa gewöhnlich der einen kontraktilen Vakuole so angelagert, dass sie die von hinten und seitlich (in der Richtung der Längenachse gedacht) auf den „Mundfleck“ kommenden Lichtstrahlen abhält. Nach vorne zu ist sie sogar häufig (am schönsten bei E. deses) halbkugelig gewölbt, so dass sie hier einen wahrhaften Pigmentbecher bildet.

Fig. 5.
Augenflecke mit Linsenkörper bei Pandorina morum.

Dazu kommt noch, dass sich, zuweilen in den Pigmentbecher eingeschlossen, manchmal aber vor ihn gelagert, stark lichtbrechende, öfters ziemlich grosse (bis 3 μ im Durchmesser) Kugeln oder Stäbchen (Fig. 4) finden, deren mikrochemische Reaktionen auf Paramylon deuten. Ich habe mich in den anderthalb Jahrzehnten, seitdem ich diese (von mir als Kristall- und Linsenkörper charakterisierten) Differenzierungen kenne, durch zahllose Beobachtungen von Euglenen aus Standorten von fast halb Europa (von Süditalien bis Holland und Ungarn bis zur Schweiz) davon überzeugt, dass diese Paramylonbildung nicht so regelmässig auftritt, wie ich es 1893 darstellte; aber das eine ist mir seitdem um so sicherer geworden, dass sowohl die stark lichtbrechende Vakuole als auch die Paramylonkörner sehr wohl geeignet sind, eine primitive Linsenfunktion auszuüben und zum mindesten den Lichteindruck an der Aufnahmestelle viel stärker zu gestalten, als er an sonstigen Stellen der Zelle empfunden werden könnte.

Bei den Chlamydomonaden findet sich meisthin der Augenfleck in anderer Weise ausgebildet. Bei Chlorogonium, Poly-

toma und Chlamydomonas stellt er einen stab- oder eiförmigen Körper dar (Fig. 4 auf S. 46), den eine körnige Farbschicht umhüllt. Eine besondere Modifikation des Stigmas habe ich im Jahre 1894 von gewissen Polytomeen[1] in meiner Monographie dieser Gruppe von der Pertyschen P. ocellata beschrieben, wo der Augenfleck im Vorderteil der Zellen zwischen zwei Vakuolen situiert ist. Davor befindet sich eine kleine lichtbrechende Kugel von unbekannter Konsistenz (siehe Fig. 6). Dieselbe eigentümliche Modifikation notierte ich mir bereits 1892 von Pandorina morum (Fig. 5 auf S. 47). Die Zellen besitzen eine wohl unterschiedene, wenn auch schwachentwickelte Pigmentosa, vor der eine stark lichtbrechende, etwa 2 mm im Durchmesser grosse, helle Kugel liegt.[2]

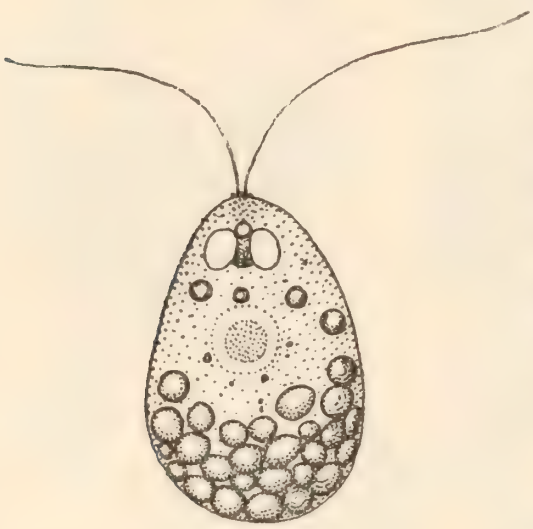


Fig. 6.
Polytoma ocellata mit eigenartigem Stigma.

Zur Bestätigung meiner Angaben konnte ich schon damals auf die in meiner genannten Arbeit zitierten Arbeiten von J. Kunstler, G. Klebs, G. Entz, G. Pouchet und E. Balbiani hinweisen, die teils den wabigen Bau der Pigmentosa, teils die Anwesenheit von lichtbrechenden Körpern richtig erkannt hatten. Pouchet[3], der bei dem marinen Gymnodinium spirale ein riesig entwickeltes Stigma beobachtete, das aus einer Pigmentosa und einer Linsenschicht (Cornea), die mit einem Stiel verbunden sind, besteht, hält dieses Gebilde für ein zur Licht- und Farbenperzeption sehr geeignetes hochorganisiertes Sinnesorgan, das man mit den tierischen Augen sehr wohl in Analogie setzen

[1] R. Francé, Die Polytomeen. Eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie (Jahrbücher f. wissenschaftliche Botanik Bd. 26, S. 319).

[2] Dieser „Linsenkörper" gab sonst öfter Amylumreaktion, d. h. das Stigma färbte sich durch Jod violett.

[3] G. Pouchet, Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens (Journal de l'anatomie etc. 1885).

könne. J. Kunstler[1] und G. Pouchet gehen darin sogar noch weiter, sie nennen die Pigmentosa einfach eine Choroida; Kunstler nennt die Stigmata „Augen“ (yeux) und hält sie einfach für die Vorläufer des tierischen Auges ebenso wie Pouchet.

Zu solch weitgehenden Folgerungen fand ich jedoch in meiner Arbeit aus dem Jahre 1893 nicht den Mut und möchte mich auch heute nur auf das Sichere zurückziehen, dass die Einrichtung des Lichtperzeptionsapparates der Algenzellen, mit dessen Gliederung in einen perzipierenden, plasmatischen Mundfleck und eine zweckentsprechend pigmentierte Plasmascheibe (Pigmentosa), zwischen welche lichtkonzentrierende Differenzierungen, wie Stärkekörner, Vakuolen, kugelige lichtbrechende Körper, eingeschoben sind, uns dazu berechtigt, in dem ganzen Vorderende der Euglenen und dem Stigma der Volvocineen nebst seiner Umgebung ein Lichtsinnesorgan zu sehen. Und zwar eines von teilweise höherer Ausbildung, als es uns durch die Bemühungen von G. Haberlandt und seiner Schule von der Epidermis der Laubblätter bekanntgeworden ist. Als Funktion möchte ich diesem Sinnesorgan auch heute nicht mehr zumuten, als die Unterscheidung von Hell und Dunkel, sowie der Strahlenrichtung und von Farben (von Engelmann, Strasburger und mir geprüft), ferner von Temperaturunterschieden, was ich in meiner älteren Arbeit über die Stigmata durch Experimente geprüft habe[2].

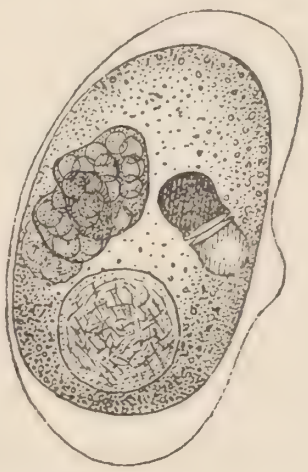


Fig. 7.
Gymnodinium spirale in der Cyste, mit einem „oeil rudimentaire“ (Nach Pouchet).

---

[1] J. Kunstler, Recherches sur la morphologie des Flagellées. (Bulletin scientifique 1889.) S. 487—490. J. Kunstler, Les „yeux“ des Infusoires flagellifères. (Journal de Micrographie, X.) S. 493—496.

[2] R. Francé, op. cit. S. 152—153.

Die Frage, ob durch die Differenzierungen der Ocellen[1], wie wir diese Gebilde nun wohl nennen können, mehr als Lichtunterschiede und Lichtrichtung perzipiert werden kann, muss vorläufig als eine offene bezeichnet werden.

Seitdem ich die hiermit im wesentlichen gekennzeichneten Untersuchungen, die übrigens nicht viel Beachtung fanden, dagegen mehrfach (z. B. von Senn in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien) angezweifelt wurden, veröffentlichte, haben sich wiederholt Stimmen erhoben, welche sie im vollsten Umfange bestätigten, grösstenteils, ohne von ihrem Vorhandensein zu wissen.

Unabhängig von mir untersuchte E. Overton[2] die Stigmata von Volvox und gewann den Eindruck, dass man ein Recht habe, sie „Augen“ zu nennen. Phototaxis sei im Kreise der Algen nur bei augenfleckführenden Formen nachgewiesen; die angeblich phototaktischen Bewegungen der Chytridiaceen seien eher als Chemotaxis zu deuten.

Ferner beschreibt E. Strasburger in seinen Studien über Reduktionsteilung[3] den Augenfleck der Schwärmsporen von Cladophora laetevirens in folgender Weise: Der sog. Augenfleck „ist eine bandförmige, vorgewölbte, mit rotem Pigment durchsetzte Verdickung der Hautschicht. Unter diesem Pigmentbande tritt das körnige Trophoplasma zurück und bildet einen linsenförmigen Raum, der in den fixierten[4] Schwärmsporen homogen erscheint.“ Er sagt des weiteren: „Es erweckt in der Tat die Vorstellung, dass in dem

[1] Unter Ocellus oder Richtungsauge wird hiermit der ganze Komplex von Pigmentosa, Lichtkonzentrationskörpern und Perzeptionsplasma (das man als Photoplast bezeichnen kann) verstanden. Die Existenz von Ocellen wird übrigens bei Protozoen allgemein anerkannt. So namentlich bei Erythropsis agilis. Vergl. darüber Bütschli, Protozoen S. 1772.

[2] E. Overton, Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox (Botan. Centralblatt 1889. Bd. 39). S. 114, 213 und 215.

[3] E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena, 1900. S. 193.

[4] Strasburger hat folgendes Verfahren angewendet: Chrom-Osmium-Essigsäure, dann entwässern, in Paraffin einbetten und in 1—2 m Schnitte zerlegen. Die Schnitte werden mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt.

‚Augenfleck' ein lichtempfindendes Organ liege, dass dieses also mit Recht seinen Namen führe." Und Oltmanns setzt in seinem neuen Handbuch der Algenkunde zur Darstellung der Strasburgerschen Befunde hinzu[1], dass sie von jenen mit Freude begrüsst werden, welche diese Gebilde für Äuglein halten. Man vergl. damit meine Darstellung des Stigmas von Pandorina und Polytoma ocellata, sowie die beistehende Kopie nach Strasburger mit der Fig. 5 auf S. 47, und man wird die Identität unsrer Befunde zugeben müssen.

Den Bau der Pigmentosa dagegen bestätigt neuerdings W. Wollenweber an Hämatococcusarten mit den Worten: „Der Augenfleck dieser Zellen ist keulenförmig oder eine Sichel, auch ein sphärisches Dreieck mit keilförmigen Zapfen. Das feinmaschige Netzwerk, das Francé beschreibt, ist vorhanden als Grundsubstanz, die Farbkörnchen in sich schliesst."

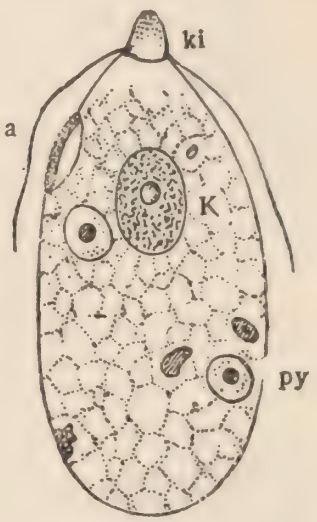


Fig. 8.
Zoospore von Cladophora laetevirens nach Strasburger. K = Kern, py = Pyrenoid, ki = Kinoplasma, a = Augenfleck.

So ist es demnach sichergestellt, dass bei den Schwärmsporen und einzelligen Algen, die ein Stigma führen, dieses in Verbindung mit verschiedenen Differenzierungen so eingerichtet ist, dass es sehr wohl als Apparat zur Perzeption von Helligkeits- und Temperaturunterschieden und der Richtung des Lichteinfalles dienen kann. Durch Beobachtungen stigmenführender Zellen unter wechselnden Bedingungen liess sich sowohl erweisen, dass sie sich dem Lichte gegenüber mit Vorliebe so einstellen, wie es der Bau des Stigmas zur richtigen Funktion verlangt, als auch dass sie Intensitätsunterschiede und Richtung der Lichtstrahlen wirklich perzipieren; durch Sonderbeobachtung endlich auch, dass der ocellenartig gebaute „Mundfleck" vor dem Stigma die eigentliche Stelle der Perzeption ist.

[1] Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena, 1905. Bd. II. S. 25.

Zu diesen Erkenntnissen kann ich nun noch folgende neuere Beobachtungen und anderweitig erworbene Stützen fügen, um den Schluss, dass die Algen wirklich über Lichtsinnesorgane verfügen, zu einem unanfechtbaren zu machen.

Fig. 9.
Kopulation der Microgameten von Chlorogonium euchlorum, zur Darstellung der Wanderungen des Stigmas.

Vor allem suchte ich über den morphologischen Wert des Stigmas und des Mundfleckes ins reine zu kommen.

Die Pigmentosa der Euglenen entspricht in ihrer Grösse und Gestalt einer der Chlorophyllscheiben, zu denen die Chloroplasten der genannten Algen zu zerfallen pflegen. Strasburger[1] bezeichnet nun die Pigmentosa der Cladophorazoosporen als „Hautverdickung“ und bildet sie auch so ab. Tatsächlich ist bei den Volvocineen das Stigma der Zelle gewissermassen eingesetzt und steht auch daraus hervor. Genaue Beobachtungen lehren nun, dass das „Stigma“ wenigstens manchmal mit der Hautschicht nichts zu tun hat. Nicht nur, dass man bei Chlamydomonas immer wieder den Eindruck empfängt, das Stigma besitze die eigentlich pigmentierte Schichte an dem inneren, dem Plasma zugekehrten Teil (vergl. Fig. 5),

[1] Strasburger, Über Reduktionsteilung etc. S. 193.

(wegen der starken Lichtbrechung des Objektes lässt sich die Frage nicht definitiv entscheiden), sondern die Beobachtung der Kopulationsvorgänge von Gameten macht es auch unzweifelhaft, dass die Pigmentosa nicht (oder wenigstens nicht immer) eine Hautverdickung darstellen kann. Ich verweise diesbezüglich auf die Textabbildung auf S. 52. Ich habe den Vorgang an einem ausserordentlich schönen Material von Chlorogonium euchlorum beobachtet. Die Mikrogameten dieser reizenden Chlamydomonadinee besitzen einen besonders stark entwickelten, sich nach aussen wölbenden Augenfleck (Fig. A—B), der öfters dem Chloroplasten anzusitzen scheint, was aber wieder in anderen Fällen (Fig. B) durchaus nicht der Fall ist. Die Konjugation findet in den Vormittagsstunden statt und nimmt kaum zehn Minuten in Anspruch. Die Gameten haften mit dem kinoplasmatischen Vorderende zusammen. Plötzlich schmilzt ihr Mundfleck, der gewöhnlich den Pigmentfleck trägt, zusammen und bildet eine kleine Kugel, in die nun die beiden Protoplasten hineinfliessen. Hierbei verlässt auch der Augenfleck seine Stelle und wandert im Plasma mit (Fig. C—F). Zurück bleiben nur die beiden leeren Zellhäute, die man noch etwa ½ Stunde nach der Konjugation erkennen kann und in denen nichts den einstigen Sitz des Augenfleckes verrät. Dass die Ablösung des Pigmentfleckes nur ein mechanisches Nebenresultat des Verschmelzens ist, geht wohl daraus hervor, dass er in der Zygote keinerlei weitere Rolle spielt. In dieser scheiden sich nach etwa einer Stunde eine Menge Körnchen aus; zugleich vollziehen sich die bekannten Kernveränderungen. Die Stigmen aber zerfallen in rote Körnchen, deren weiteres Schicksal nicht verfolgt werden konnte.

Die Pigmentosa ist also ein plasmatisches Organ und scheint ein Analogon der Chromoplasten in den Zellen höherer Pflanzen zu sein. Bei der Teilung der Euglenen wird sie ebenso wie die Chlorophyllscheibchen vorher auch geteilt, wozu ich als Beleg auf Fig. 10 verweisen kann, welche eine in Teilung begriffene Euglena acus darstellt.

Overton fand bei den Spermatozoiden von Volvox, dass sich die Augenflecke, die in den vegetativen Zellen immer auf einem Chromatophorfortsatz sitzen, durch Neubildung vermehren.

Ich kann also Zimmermann,[1] abgesehen von der funktionellen Bedeutung des Stigmas, darin nicht beipflichten, wenn er die Pigmentflecke einfach für „Stoffwechselprodukte" hält, „die im Chemismus der Zelle eine Rolle spielen". Die Stärkeproduktion, die er gegen meine Deutung ausspielt, spricht im Gegenteil gerade dafür, dass die Pigmentflecke Chromoplasten sind. Übrigens hat Guignard[2] die Kontroverse am einfachsten dadurch beendigt, indem er beobachtete, dass die Stigmen der Spermatozoiden von Fucus (siehe Fig. 11) aus ungefärbten Chromatophoren hervorgehen, die dann gelb werden und sich schliesslich vollständig in den roten Augenfleck umwandeln, was später von Schmitz, Behrens und Strasburger bestätigt wurde.

Fig. 10. Teilungsstadium von Euglena acus.

Ich habe den Augenfleck in den letzten Jahren auch noch an Colacium vesiculosum, Chlamydoblepharis, Pteromonas alata (das nur an manchen Standorten stigmenführend auftritt), Phacotus Lentneri, an Monas vivipara, Eutreptia, Chlorangium, Astrogonium, Cylindromonas fontinalis, Trachelomonas lagenella und Carteria eingehender studiert und habe keine Ursache, meine Anschauungen von 1892 wesentlich zu ändern, mit Ausnahme dessen, dass ich mich nun davon überzeugt habe, dass die Lichtperzeption — wenigstens bei den Euglenen — in der Partie zwischen dem Geisselursprung und der Pigmentosa stattfindet.

[1] A. Zimmermann, Der Augenfleck (Stigma). Sammelreferate aus dem Gesamtgebiet der Zellenlehre. 10. (Botan. Centralblatt. 1894. S. 163.)

[2] L. Guignard, Développement et constitution des Antherozoides. (Revue générale de Botanique. I.)

Genau diesen Punkt hält auch H. Wager[1], der neueste Untersucher des Euglenenstigmas, für die Perzeptionsstelle. Des näheren präzisiert er sie als die linsenförmige Verdickung der Geissel, die gerade vor dem Stigma liegt. Wenn nun Wager nicht vielleicht die von mir gesehenen Krystallkörper für die Geisselverdickung hält, so wäre hiermit eine neue Komplikation des Photierapparates der Euglenen angegeben. In Wirklichkeit endigt die Geissel von Euglena mit einem kleinen Knötchen, demselben

Fig. 11.
Entwicklung der Fucus-Spermatozoiden. A—B = Vorstadien, welche zeigen, dass das Stigma aus dem Chromatophor entsteht. C = Spermatozoiden mit Stigma und Zellkern. (Nach Guignard).

„Basalkörperchen", das man in der tierischen Histologie allgemein von der Insertion der Zilien an Flimmerzellen kennt und das an pflanzlichen Schwärmsporen seit Strasburger gemeinbekannt ist. Aber dieses Knötchen liegt nicht unmittelbar vor dem Stigma! (vergl. Fig. 12 auf S. 56). Nebenbei bemerkt sei, dass die Kontroverse, ob die Geissel bei Euglena aus dem Membrantrichter entspringt oder aus einem besonderen kleinen Knoten, noch nicht entschieden ist. Ich habe beides beobachtet, bin jedoch meiner Sache nicht so sicher, um sie für spruchreif zu halten. Die innere Organisation von Euglena ist überhaupt von ausserordentlicher Komplikation, deren Erörterung jedoch hier von dem Gegenstand zu weit ablenken würde. Nur so viel sei erwähnt, als zum Verständnis der Funktion des Mundfleckes bez. des Photoplasten beitragen kann. Dieser stellt eine farblose Plasmaansammlung dar, die, wie sich an mit Chromosmiumessigsäure fixierten und mit Boraxkarmin gefärbten

[1] H. Wager, On the Eye-spot and flagellum in Euglena viridis. (Journal of the Linnean Society, Zoology. XXVII. 1900).

Zellen von E. viridis (stagnalis) und E. deses zeigen liess, durch feine Fäden mit der wabigen Plasmaschicht, welche sich unter der Cuticula in doppelter und mehrfacher Wabenschicht breitet, netzig verbunden ist (vergl. die etwas schematische Fig. 12). Von dieser Photoplast- (oder da auch die Geissel daraus entspringt: Kinoplast-) masse gehen nach innen zu strahlige Differenzierungen, also wohl Plasmastränge aus, die sich bis zum Zellkern fortsetzen und damit eine Verbindung herstellen. Ja, sie gehen sogar noch weiter, denn der Zellkern wird durch Plasmafäden auch mit dem Hinterende der Zelle verbunden. Diese Plasmastränge und zwischen „Mundfleck“ und Kerngegend ausgespannten, ebenso vom Kern zum Hinterende verlaufenden Plasmafäden hat auch G. Senn beobachtet und abgebildet[1], doch wagt er es nicht, zu entscheiden, „ob die bei der Fixierung und Färbung hervortretenden Stränge auch im Leben vorhanden sind“. Der zentrale Plasmastrang ist es sicher, da er an starren Euglenen ebenso wie an ruhenden Chlorogoniumzellen andeutungsweise auch ohne Fixirung und Färbung erkannt werden kann. Aus zahlreichen derartigen Beobachtungen ergibt sich ein ganz typischer Bau der Euglenenzelle nach etwa folgendem Schema: Die ganze Zelle, von dem Membrantrichter bis zum Hinterende, wird von einer plasmatischen Zentralachse durchzogen, welche sich im Vorderende zum Kinoplasma ansammelt, etwa im zweiten Drittel der Zelle aber den Kern retikulär umspinnt. Dieser plasmatische Strang heftet sich mit Fäden allenthalben an eine ihn mantelartig umschliessende Plasmaschichte an, in der sich vornehmlich das Paramylon bildet. Dicht darüber folgt eine weitere Schichte: die vielgestaltigen, bald in spiraligen Bändern angeordneten, bald in Scheiben oder strahlig

Fig. 12. Der feinere Bau von Euglena stagnalis im optischen Längsschnitt.

[1] G. Senn, Flagellata in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien. I. Teil. Abteil. a. S. 95 und 97.

zerfallenen Chloroplasten. Über diese breitet sich eine sehr dünne Wabenschicht. Diese ist es vornehmlich, von der die Kontraktionen ausgehen. Zu äusserst folgt dann die bekanntlich spiralig gestreifte Kutikula und die von ihr ausgeschiedenen Schleimschichten. Es ist auch hier in seinen Grundzügen derselbe Bau da, den ich im Jahre 1897 von Chlorogonium euchlorum beschrieben habe[1] und den man in immer ausgedehnterem Masse von den tierischen Spermatozoiden kennen lernt.

Das für unsere Zwecke Wesentliche daran ist, dass eine direkte Verbindung zwischen dem Kinoplasma und dem Zellkern vorhanden ist. Das aber wirft wieder Licht auf die Funktion des Kinoplasmas. Denn der Zellkern wird immer allgemeiner als das energetische Zentrum der Zelle anerkannt. Zu bemerken ist hier, dass auch Strasburger in auffälliger Weise hervorhebt (Histologische Beiträge IV. S. 66), dass das Stigma der Schwärmsporen von Oedogonium in der Nähe des kinoplasmatischen Mundfleckes sitzt. W. Wollenweber (Das Stigma von Haematococcus. S. 320) spricht es direkt aus, dass sich bei Haematococcus Stigma und Nucleus stets in einer Höhe befinden, „so dass man eine gegenseitige Beziehung mutmassen könnte." Bei Chrysomonas, Phacotus, Carteria ist es auch die Regel, aber nicht bei Chlamydomonas und Polytoma, welch letztere Gattung durch ihre Kleinheit für solche Untersuchungen sehr wenig günstig ist. Wenn man sich an die enge Verbindung zwischen dem Chloroplasten und Zellkern von Spirogyra durch ausgespannte Plasmafäden erinnert, speziell an die Untersuchungen von Gerassimoff über mehrkernige Spirogyrazellen, die entsprechend mehr Chlorophyll bilden, ferner von Klebs und Haberlandt über die Rolle des Zellkerns in wachsenden Pflanzenzellen und über das innige Verhältnis von Leuko- und Chloroplasten und Zellkern, vor allem aber an jene Erfahrungen, dass, wie sich Haber-

[1] R. Francé, Über die Organisation von Chlorogonium. (Természetr. Füzetek. 1897).

andt[1] ausdrückt, „sich die vom Zellkern ausgehenden Impulse in Plasmasträngen fortpflanzen“, so muss man wohl zugestehen, dass die Einsicht in eine Verbindung des Lichtperzeptionsorganes und der Geissel mit dem Zellkern bei Euglena von Bedeutung für ein tieferes Verständnis der Funktion dieses Organes sein kann.

In der Zoohistologie hat man sich daran gewöhnt (derartiges findet sich bei Flemming, Henneguy, Lenhossék), die Basalkörperchen der Flimmerzellen als die „motorischen Zentren“ der Cilien aufzufassen, und Strasburger hat uns damit bekannt gemacht, dass der Blepharoplast in den Spermatozoiden von Marsilia, Gingko, Zamia etc. das die Bewegungen der Cilien „einheitlich regulierende Zentrum“ sei[2]. Dieser Blepharoplast ist aber ursprünglich ein Kernbestandteil! Bei Vaucheriaschwärmern beobachtete Strasburger, wie die Zellkerne an die Oberfläche wandern und von dort Cilien aussenden, nach deren Einziehung die Zellkerne zurückkehren. Bei den Oedogonium-Zoosporen wandert der Zellkern zuerst an die Stelle, von wo dann die Cilien hervorwachsen (und wo das Stigma entsteht). Also gibt offenbar der Zellkern den Impuls zur Bewegung. Im übrigen ist zu bemerken, dass hervorragende Botaniker wie Belajeff die Centrosomen für die „morphologischen und dynamischen Centren“ halten, was Strasburger bei Algen der Centrosphäre zuschreibt. Nun hat aber Keuten[3] Anzeichen dafür gefunden, dass der Binnenkörper des Kernes von Euglena centrosomatischer Natur sei, eine Tatsache, die durch die aufgefundene Verbindung zwischen Kinoplasma und Zellkern in neues Licht gerückt wird.

Diese Tatsachen geben wirklich Anlass, einen verheissungsvollen neuen Schritt in der Erkenntnis zu sehen, dass Zellkern, Ocellus und Geissel bei Euglena in unmittelbarer Verbindung miteinander stehen. Die Forschung wird darauf besonders Augen-

---

[1] G. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. 1904. S. 26.

[2] Strasburger, Über Reduktionsteilung. S. 210.

[3] J. Keuten, Die Kernteilung von Euglena viridis (Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. 60. 1895).

merk haben müssen, denn gerade von diesem Punkte aus wird auf die Psychologie der Zelle helles Licht fallen.

Zum mindesten bereitet es nun dem Verständnis keine besonderen Schwierigkeiten, wieso es kommt, dass auf Lichtreize hin Bewegungen und zwar von der Art der Lichtreize mittelbar gelenkte Bewegungen erfolgen.

Die Frage, ob den mit dem Pigmentfleck in Verbindung stehenden Differenzierungen wirklich die Funktion eines Lichtsinnesorgans zukomme, lässt sich jedoch auch noch von anderen Seiten her beleuchten.

Ryder[1] hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass die Zellen der Volvoxcönobien nicht gleichmässig Augenflecke tragen, sondern nur an dem einen Pol der Hohlkugel, der eben deshalb den Namen Sinnespol mit Recht zu führen scheint. An dieser bei Bewegung nach vorn gerichteten Seite sind die Stigmen sogar übernormal entwickelt. Die Tatsache selbst wurde von L. Klein[2] ganz und von Overton[3] insofern bestätigt, als er die Stigmen bei Volvox minor stets am Vorderpol der Kolonie fand, und sie wurde in dem Sinne gedeutet, dass diese 6—8mal stärkere Entwicklung des Augenfleckes an demjenigen Zellrande, welcher dem vorderen Pol zugekehrt ist, zugunsten einer Funktion als Sinnesorgan spricht. Diesen Befunden kann ich ähnliche Erfahrungen mit Eudorina elegans anreihen, deren übernormal grosse Stigmen ich bereits in meiner Arbeit vom Jahre 1893[4] abgebildet habe. Neuestens hat A. Scherffel[5] die gleiche Erscheinung an Pandorina morum entdeckt. Nur der eine Pol trägt auffallend grosse Stigmen, während sie an dem

---

[1] J. A. Ryder, The Polar-differentiation of Volvox and the specialisation of possible anterior Senseorgan (Americ. Naturalist. Bd. 23. 1889). S. 218.

[2] L. Klein, Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox (Jahrbücher f. wiss. Botanik. 1889).

[3] E. Overton, Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox (Botanisches Centralblatt. 1889). S. 213.

[4] R. Francé, Morph. u. Phys. d. Stigmata. Tafel VIII, Fig. 5.

[5] A. Scherffel, Algologische Notizen (Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft. 1907.) S. 229.

anderen fehlen, und auch dieser Autor kann sich nicht davor verschliessen, dass damit die Ansicht von der „lichtperzipierenden Funktion der Stigmen“ neue Stützen erhalten hat. Und tatsächlich, angesichts der allgemein eintretenden Verstärkung funktionierender Organe, muss dieser Entdeckung viel Gewicht beigemessen werden.

Dass die Anwesenheit des Stigmas an seine Funktion gebunden ist, geht übrigens aus meinen Beobachtungen an Chlorangium stentorinum hervor. Diese zierliche kleine Volvocacee lebt bekanntlich als Raumparasit auf Cyklopiden und Cladoceren. Sie scheidet verästelte Gallertstiele aus, von denen sie sich im Bedürfnisfall — ebenso bei der geschlechtlichen Fortpflanzung — ablöst, zwei Cilien aussendet und ausschwärmt. Man kann dies leicht erzwingen, indem man eine Chlorangiumkolonie Sauerstoffhunger aussetzt. Abgesehen von dieser teleologisch hochbedeutsamen „Aktivierung“ durch ein Bedürfnis, entspricht es ganz unseren Anschauungen, dass die ruhenden resp. gestielten Zellen von Chlorangium kein Stigma haben, wohl aber die schwärmenden! Hierher gehört auch, dass Ulothrix, die als „eingesperrte“ Flagellatenzelle zu gelten hat, nur für das Schwärmerstadium ihre bekannten grossen Augenflecke ausbildet, ebenso die Zoosporen und Gameten anderer Algen, und dass umgekehrt der Augenfleck der Euglenen und Chlamydomonaden meist rückentwickelt wird, wenn sie Palmellen bilden.

Eine wenn auch indirekte, so doch die Entscheidung beschleunigende weitere Bestätigung meiner Anschauungen finde ich in den soeben erschienenen schönen Studien von H. Molisch[1] über Purpurbakterien. Die hierher gehörigen Gattungen enthalten nach dieser Arbeit zwei Farbstoffe: das grüne Bakteriochlorin und das rote Bakteriopurpurin, das auch in ihrer purpurnen Färbung zutage tritt. Bakteriopurpurin ist in seinem Verhalten gegen Salpeter-Schwefelsäure, Jod und Brom, in seiner Löslichkeit und Kristallisierbarkeit ein karotinartiger Körper. Die Rhodobakterien entsprechen also im ganzen einer Art von selbständig lebendem

[1] H. Molisch, Die Purpurbakterien, nach neuen Untersuchungen. Jena 1907.

Augenfleck — ihr physiologisches Verhalten gegen Licht ist demnach sehr geeignet zu Rückschlüssen auf dessen Funktion.

Molisch sagt hierüber: „Es gibt wenige Erscheinungen auf dem Gebiete der Mikrobiologie, die den Beobachter in der Weise frappieren und in Erstaunen setzen, wie die ans Wunderbare grenzende Empfindlichkeit der Purpurbakterien gegen plötzliche Intensitätsschwankungen.“ [1] „Stellt man z. B. auf ein in gerader Linie dahinschwimmendes Rhodospirillum photometricum ein und erzeugt man mit der Hand vor dem Mikroskopspiegel einen $^1/_2$—1 Sekunde dauernden Schatten, so fährt das Spirillum in derselben Geraden zurück. Dauert die Beschattung länger, etwa mehrere Sekunden, so tritt bei Beginn der Intensitätsschwankung eine momentane Rückbewegung ein, aber nur auf eine kurze Strecke; oft bleibt das Spirillum, als ob es gelähmt wäre, einen Augenblick stehen, dann fährt es langsam hin und her, um bei plötzlicher Hebung der Lichtintensität wieder geradlinig davonzuschwimmen.

Trifft der Schatten ein Chromatium, so fährt es eine Strecke zurück, dreht sich, an einem Punkte verharrend, um seine Achse und schwimmt dann in beliebiger Richtung davon. Oder es schiesst auf eine plötzliche Abdämpfung des Lichtes hin plötzlich, fast sprunghaft zurück, taumelt dann wie verwirrt unter langsamer Drehung hin und her und schwimmt dann wieder weiter. Ich habe bei sämtlichen mir bekannten beweglichen Purpurbakterien die Schreckbewegung feststellen können . . .“ „Es scheint demnach, dass zwischen dieser Art der Lichtempfindlichkeit und dem roten Farbstoff eine innige Beziehung besteht“.

Diese Schreckbewegungen, die ja schon seit Engelmanns ersten Untersuchungen über Purpurbakterien, von grünen Algenschwärmern (z. B. Botrydium granulatum und Bryopsis plumosa) aber seit den alten Untersuchungen von Strasburger [2] bekannt sind, entsprechen also ganz dem, was ich an Euglena

---

[1] Molisch, op. cit. S. 33—34.

[2] E. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878. S. 25.

und Polytoma beobachtete, und Molisch dehnte seine Aufmerksamkeit auch darauf aus, dass er sich von dem Auftreten der Schreckbewegung bei Euglena selbst überzeugte, wobei er auch sowohl die Perzeption der Richtung der einfallenden Strahlen durch Euglena, also auch deren diesmal besonders eigentümliche „Perzeptionsstellung" („sie wenden sich häufig mit ihrem Kopfende um 180° vom finstern Rande weg")[1] beobachtete.

Diese Untersuchungsergebnisse stimmen also völlig mit dem überein, was von unserer Überzeugung bezüglich der Funktion der Stigmata gefordert wird. Dass die Pigmentosa aber nur als Hilfsapparat der Perzeption und als Lichtschirm dient, wird indirekt auch durch das Verhalten der Rhodobakterien angezeigt, denn Molisch hebt ausdrücklich hervor, dass die Rhodobakterien (deren ganzer Körper von dem Pigment durchsetzt ist!) „sich gegenüber der Richtung des Lichtstrahles recht indifferent verhalten[2]". Es ist also klar, dass das blosse Vorhandensein von Karotin noch nicht genügt, um Richtungsreize mit jener Sicherheit zu perzipieren, wie man sie an Euglena konstatieren kann.

Es erübrigen schliesslich noch einige Worte darüber, dass die Ocellen niederer Tiere dem Wesen nach oft auch nicht anders gebaut sind, als die von Euglena, vorausgesetzt dass man dem Photoplasten (resp. dem Kinoplasma) jene Funktion eines nervösen Organoids beimisst, über die sich alle Beobachter einig sind, wenn sie auch nicht über Bezeichnungen wie etwa „motorisches Centrum" hinausgehen.

Ich habe mich diesbezüglich durch eigene Untersuchungen namentlich an Strudelwürmern, Rädertierlarven, sowie einer Reihe von ausgebildeten Rotatorien (Stephanops lamellaris, Notommata vermicularis, Brachionus urceolaris, Euchlanis luna, Philodina erythrophthalma), an Cyklopiden und anderen orientiert, nachdem Kunstler das „Auge" der Flagellaten mit den Sehorganen der niederen Würmer homologisiert und sogar ein so

[1] Molisch, op. cit. S. 36.
[2] Molisch, op. cit. S. 33.

vorsichtiger Forscher, wie G. Klebs, zugibt, dass der Pigmentfleck „eine weitgehende Ähnlichkeit“ mit dem Rotatorien- und Cyclopsauge besitzt[1].

Nun ist z. B. das Auge von Polycelis nigra wirklich nur eine einzige Zelle, deren vorderer Teil Pigment abgeschieden hat, während ihr centraler und der hintere Teil sich zu einem hyalinen Innenkörper umwandelt. Die frappante Übereinstimmung mit den Ocellen von Polytoma, namentlich von Pandorina morum, oder dem Stigma der Cladophora-Schwärmer liegt zutage.

Bei den Rotatorien tritt das Stigma zuerst als rote körnige Pigmentscheibe auf (siehe das Bild), die sich von dem Euglenenstigma nur dadurch unterscheiden lässt, dass sie eben auf dem Gehirnganglion aufliegt. Die mikrochemischen Reaktionen beider Pigmentscheiben stimmen miteinander im wesentlichen überein.

Bei den ausgebildeten Rädertieren differenziert sich das Auge stets in eine etwas gebogene Pigmentosa und davon umschlossene lichtbrechende Körnchen.

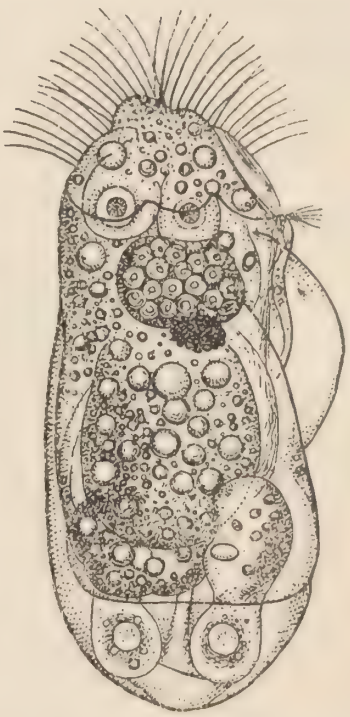


Fig. 13.
Embryo von Brachionus mit dem Primordium des Auges.

Bei Cyclops und Diaptomus (siehe Fig. 14) ist das Auge mehrzellig. Die Cuticula wölbt sich nach Art einer Cornea über den Augenbulbus, es treten Muskeln auf, die das Auge bewegen, und die lichtbrechenden Zellen sind in rote Pigmentbecher eingeschlossen.

Es können also nur Turbellarien und Rotatorien in bezug auf die Differenzierung der Lichtorgane mit den pflanzlichen Zellen verglichen werden; von Homologien kann natürlich gar keine Rede sein, da auch das einfachste Auge der Turbellarien den Wert einer ganzen Zelle hat. Erst die Ocellen der Infusorien (Erythropsis und

[1] G. Klebs, Organisation einiger Flagellaten. (Untersuch. a. d. botan. Institut z. Tübingen.) Bd. I. S. 262.

Ophryoglena[1]) sind ebensolche Organoide wie die der Algen. Aber, und das ist das Wesentliche, diese tierischen Ocellen sind in keiner Beziehung anders konstruiert als die von Euglena und Pandorina. Wenn also an ihrer Funktion nicht gezweifelt wird — und dies tut kein Zoologe — so liegt auch kein logischer Grund vor, an ihrer Funktionsfähigkeit in Pflanzenzellen zu zweifeln. Wenn nun die Bewegungen der Algenschwärmer mit der Gewissheit, die über jeden Zweifel zu

Fig. 14.
Das „Auge" von Cyclops phaleratus. A = in seiner natürlichen Lagerung.
B—C = feinerer Bau bei stärkerer Vergrösserung.

erheben die Aufgabe dieser Arbeit war, durch ihre Zweckmässigkeit verraten, dass die Zellen Intensität und Richtung des Lichtes empfunden haben, so ist auch das Recht erworben, unter Berücksichtigung und nochmaliger Zusammenfassung aller angeführten Belege, als da sind: der nun so vielfach bestätigte Bau der Augenflecke, ihre Verbindung bei Euglena mit dem Kinoplasma, mit Geissel und Zellkern, die aussordentliche Lichtempfindlichkeit der ebenfalls karotinhaltigen Rhodobakterien, die funktionelle Vergrösserung der Augenflecke bei Volvox, Eudorina und Pandorina am Sinnespol, die Augenflecke samt ihren Photoplasten und Lichtkonzentrierungsapparaten als die Lichtsinnesorgane der Algenschwärmer zu bezeichnen.

---

[1] Von denen ich Ophryoglena atra ebenfalls untersuchte. Eine stark lichtbrechende Kugel wird hier von schwarzkörnigem Pigment teilweise umhüllt.

IV.

Es erübrigt nun nur noch, die empirischen Resultate, die in dem vorhergehenden Abschnitt geschildert wurden, in die logischen Beziehungen zu dem von der Reizphysiologie empfundenen Bedürfnis nach Kausalerklärungen und der diesem Bedürfnis entgegenkommenden psychologistischen Theorie zu setzen. Wir haben durch die vorgetragenen Untersuchungen zweierlei erkannt. Durch die Erkenntnis, dass die Stigmata wirklich Lichtsinnesorgane sind, wurde eine Sinnesphysiologie der Algen angebahnt, deren überall zutage liegende, zerstreute Bausteine zu sammeln und zu werten[1] nun ein dringendes Bedürfnis geworden ist und die für die Sinnesphysiologie der höheren Pflanzen und die daraus fliessenden Erkenntnisse von ganz besonderem Werte sein wird, weil durch sie die Analogien zwischen Tier und Pflanze viel vollständiger aufgedeckt werden, als es bisher möglich war. Es wird sich z. B. von nun an nicht mehr umgehen lassen, die Anthozoen, niederen Würmer und Schwämme, zum mindesten die Tiere ohne oder mit primitivstem Nervensystem, zu vergleichenden tropistischen Versuchen heranzuziehen, wie dies J. Loeb[2], Davenport und E. Towle mit so viel Glück bereits von zoologischer Seite bezüglich des Heliotropismus angebahnt

---

[1] Unter solchen verstehe ich vor allem die namhaften Arbeiten von Pfeffer, Massart, Strasburger, Oltmanns, Stange, Rothert u. a. über Photo- und Chemotaxis, von Oelzelt-Newin über die Tastempfindlichkeit bei Flagellaten, die ausgezeichneten Versuche von Klebs über die den Fortpflanzungstrieb auslösenden und Anstoss zu seinen Variationen gebenden Reize, von Borge über formative Erfolge durch Kontaktreizbarkeit, von Elfving über narkotische Wirkungen auf Algen, wobei namentlich die Tatsache, dass Mesocarpus und Mougeotia durch Alkohol gehindert werden, ihre heliotropische Reaktion durch Drehungen des Chloroplasten richtig auszuführen, sehr bemerkenswert ist, ebensowie die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes für die tropischen Reaktionen der Algen (Pfeffer, Massart, Oltmanns), die autonomen Cönobienbildungen von Pediastrum und Hydrodictyon (vgl. mein „Leben d. Pflanze", Bd. III. S. 245—248) usw.

[2] J. Loeb, Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg, 1890.

haben und wofür Verworn in seiner allgemeinen Physiologie wenigstens theoretisch Bahn brach.

Zweitens wurde durch diese Versuche ein eminent psychologischer Begriff, nämlich jener der Reizverwertung, empirisch gewonnen und damit der erste feste Punkt zur Fundierung einer die Reizphysiologie und, von ihr weitergreifend, die ganze Pflanzenphysiologie durchgängig auf wirkliche Kausalerklärungen stellenden Betrachtungsweise.

Zur Definition dieses in der Psychologie von O. Kohnstamm[1] geprägten und von mir in meinem „Leben der Pflanze“ in die Botanik eingeführten Begriffes gehört vor allem eine etwas andere Auffassung von Reiz und Reizwirkung, als sie Sachs in seinen Vorlesungen geschaffen und Pfeffer mit dem grossen Gewicht seines Namens in der Pflanzenphysiologie heimisch gemacht hat. Wenn Pfeffer, dessen Vortrag vom Jahre 1893 über die Reizbarkeit der Pflanzen noch immer die Basis bildet, von der aus die ganze zeitgenössische Botanik das Wesen der Reizbarkeit beurteilt, es für eine „exakt-naturwissenschaftliche Auffassung der Reizvorgänge“ hält[2], wenn er sie als „Auslösungsvorgänge“ definiert, die durch die besonderen Kombinationen und Konstellationen bedingt sind, so hat er damit nichts anderes als eine Umschreibung des bei Reizvorgängen in Tätigkeit tretenden Mechanismus gegeben, die an und für sich vollkommen richtig ist, jedoch weder die im Reizvorgang zutage tretenden Beziehungen völlig erschöpft, noch für alle Fälle zutrifft, wie dies schon seinerzeit Oltmanns mit Glück hervorgekehrt hat. Er sagt in seinen Untersuchungen über die Photometrie der Pflanzen[3]: Die Definition des Reizes als Auslösung treffe für die photometrischen Erscheinungen nicht zu. Denn bei Volvox, Mesocarpus u. a. löst dieselbe Licht-

[1] O. Kohnstamm, Intelligenz und Anpassung. (Ostwalds Annalen der Naturphilosophie. 1905.) Ferner: O. Kohnstamm, Psycho-biologische Grundbegriffe. 1. Die Reizverwertung. (Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre. 1908.)

[2] Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Auflage. Bd. I. Leipzig, 1897. S. 9.

[3] Fr. Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. (Flora. Bd. 50. 1892). S. 266.

intensität Reizbewegungen aus, die sie auch sistiert, wenn nämlich der Organismus die richtige Stellung gefunden hat. Hier ist also Reiz ein äusserer Faktor, welcher ganz allgemein den Gang gewisser Bewegungen vom Anfang bis zum Ende beeinflusst.

Noch viel weniger annehmbar als in diesem Falle, ist jedoch die mechanistische Reizdefinition, wenn man, wie in dieser Abhandlung gezeigt wurde, die Reizbewegungen der Algen auf ihre Teleologie hin prüft. Der Lichtreiz löst bei Euglena nicht die Sperrklinke eines Mechanismus aus, sondern er ist der Zelle einzig und allein ein Orientierungsmittel, um die durch sie selbst gesetzten Ziele zu erreichen, durch suchende oder geradlinige, durch direkt zielerreichende oder Umkehrbewegungen. Die Art der Reaktion ist nur mittelbar von der Art des Reizes abhängig. Der Reiz ist keine Ursache, er ist nur ein Mittel, um der Zelle Orientierung zur Erleichterung der Bewegungswahl für die von ihren Bedürfnissen geforderte und von ihrer Aktivität verursachte Antwortreaktion zu geben. Er ist nur einer der Faktoren, von denen die Ausführung der Reaktion modifiziert wird. Das wirklich Kausale aber steckt in der Zelle selbst und ist aus ihren Kräften zu erklären.

So ist denn der Irrweg vermieden, der in der Mechanik des Reaktionsablaufes oder in den Bedingungen der Umwelt das Kausalitätsprinzip suchte und natürlich niemals finden konnte. Den ersteren Weg beschritt die Mechanistik, den letzteren die Richtung des Neo-Lamarckismus, die mit dem Schlagwort: „direkte Anpassung unter dem Einfluss der Umwelt“ operiert. Die Ursache der Reizwirkungen steckt vielmehr in den reizverwertenden Fähigkeiten des vegetabilen Plasmas. Reizverwertung aber ist Aktivität; sie führt zu Determinationen des physiologischen Geschehens, zu teleologischen Akten verschiedener Komplikation, die aber auch im einfachsten Fall das Kriterium psychischer Tätigkeit in der Gliederung: Empfinden von Zustandsänderungen (Perzeption), Streben nach Ausgleichung der Zustandsänderung

(Erregungsstadium), d. h. Anstrebung von auf den Zweck der Ausgleichung gerichteter „chemischer oder physikalischer“ Bewegungen[1] (Reaktion oder mechanische Ausführung) an sich tragen.

In dem Begriff der Reizverwertung ist die psychische Ursache der Reizreaktion, also die Existenz des psychischen Minimums in dem reagierenden Pflanzenteil resp. der Zelle anerkannt, ohne dass damit irgend etwas über die Beschaffenheit und Herkunft des Psychischen präjudiziert wäre. Dieser experimentell gewonnene Begriff enthält eine wahre, naturwissenschaftlich analysierbare Ursache, er umfasst zugleich widerspruchslos den ganzen Komplex der in den pflanzlichen Reizreaktionen zutage tretenden Phänomene. Er hat daher alles Recht, zu verlangen, dass eine von ihm aus entwickelte Begriffsbildung an die Stelle der unzulänglichen Tropismentheorie mit ihren Widersprüchen und der Unkritik einer verkappten Psychologie trete.

Er aber liegt der von mir in meinem „Leben der Pflanze“ entwickelten Theorie einer Pflanzenpsychologie zugrunde, und somit ist es mir gelungen zu erweisen, dass sie naturwissenschaftlich (weil experimentell prüfbar) ist, dass sie heuristischen Wert hat, weil sie mit neuer Fragestellung auch bei alten Tatsachen zu neuen Einsichten in das Lebensgeschehen dort führte, wo der Mechanistik jede Hoffnung benommen war, und dass sie von Tatsachen ausgeht und von den Tatsachen in ihren Grundzügen gerechtfertigt wird. Ob die von mir auf dieser Basis erbauten Gedanken über die psychische Gliederung der Pflanze, ihre Psychogenie, den hypothetisch energetischen Charakter des Psychischen usw., die ich in meinem mehrfach genannten Werke gewagt habe, zu Recht bestehen, ist freilich damit nicht erwiesen. Sie wurden auch nur als Arbeitshypothesen zu forschungsanregenden Zwecken gewagt,

[1] Alle „Reaktionen“ der Pflanze (wie der Lebewesen überhaupt) sind doch nichts als Bewegungen, d. h. Chemismen oder physikalische Zustandsänderungen.

um, Widerspruch herausfordernd, durch ihre experimentelle Prüfung, die möglich ist und an der ich selbst seit längerem arbeite[1], die Pflanzenphysiologie zur Vertiefung in ihr wichtigstes Problem zu zwingen.

Wenn man von diesem neuen Standpunkt aus auf den Ausgangspunkt dieser Untersuchung zurückblickt und unter dem Gesichtspunkt der Reizverwertung die Tropismen der Pflanzen untersucht, verbreitet sich Licht gerade über jene weiten Gebiete der vegetabilen Physiologie, die bisher zu den dunkelsten gehörten. Es möge genügen, nur einiges zu nennen, woran die Mechanistik gescheitert ist, was unserer Theorie aber keine Schwierigkeiten macht. Die rätselhafte „Lenkung" der Enzymproduktion ist damit ihres Geheimnisses enthüllt, denn sie ist eine typische Verwertung von Bedürfnisreizen; der von allen Botanikern scheu bestaunte Vorgang der Elektion (bei Cuscuta, Droseratentakeln oder bei Wurzeln) ist der klassische Fall von Reizverwertung; die sich klammernde Ranke verwertet die Berührungsreize ebenso wie das seine fixe Lichtlage suchende Blatt die Lichtreize. Das ganze Gebiet der Regulationen ist damit des Mystischen entkleidet, in dessen Nebel es dem Mechanisten erscheinen musste, hinter dessen Maschinenvergleich stets der allermystischeste Begriff eines „Maschinenbauers" der Weltenuhr lauerte, was ja J. Reinke mit Recht stets hervorgehoben hat, während jetzt durch die „psychische Autonomie" der Pflanze die forschungshemmende Gefahr theistischer und deistischer Deutungen endgültig hinweggeräumt ist.

Der mit der Tropismentheorie in so schreiendem Widerspruch stehende Begriff der Orientierungsbewegungen erhält erst jetzt

---

[1] Eine zweite Arbeit über die Reizverwertungen von Geranium, Parnassia und Zea soll in absehbarer Zeit folgen. Im Sinne dieser Fragestellung sind übrigens auch die bemerkenswerten Resultate gewonnen worden, die Dr. A. Wagner über die Anpassungsfähigkeit von Myriophyllum verticillatum vor kurzem in der Zeitschrift f. d. Ausbau der Entwicklungslehre (1907) publiziert hat; weitere durch mich angeregte derartige Arbeiten folgen an demselben Ort von Prof. Heineck über die Reizverwertungen der Blüten, von Dr. W. Wildt über direkte Anpassungen von Galmeipflanzen.

wirkliche Berechtigung und Sinn. Alle Unverständlichkeiten der Tropismentheorie sind im Begriff der Reizverwertung spielend beseitigt. Um nur einiges zu erwähnen: die „Vorzeichen" der Tropismen, der unbegreifliche „Indifferenzzustand" (Oltmanns), die Tatsachen des Stimmungswechsels (heterogene Induktion), die dem „nur" physikalisch-chemische Gesetze geltenlassenden Botaniker ein für allemal prinzipiell unerklärbar bleiben müssen, sie sind einfach die logische Forderung des Begriffes der Reizverwertung und damit die glänzende Bestätigung, dass er in die Lücke der Erklärungen, die hier klafft, einzusetzen ist.

Nur wenn den Reizreaktionen der Pflanze ein nach psychischen Gesetzen wirkendes Prinzip zugrunde liegt, ist es verständlich, warum das in Chemie-Physik ungültige, dagegen aus der menschlichen Psychologie beigebrachte Webersche Gesetz auch für die Pflanzen gültig ist und warum ihre Reaktionen durch Alkohol und Äthernarkose vorübergehend in ganz gleicher Weise gehemmt werden, wie die der Tiere.

So einigen sich die hier vorgetragenen Untersuchungen mit dem aus hundert Quellen zusammenfliessenden grossen Strom eines Richtungswechsels in der Pflanzenphysiologie, durch den ein Durchschnitt im ersten Kapitel dieser Abhandlung geboten wurde. Denn, wenn erste Namen unserer Wissenschaft, wenn Jost, Oltmanns, Czapek, Loeb, Kerner, Verworn[1], Pfeffer[2] sowie Jennings und neuerdings Bechterew, offen und unausgesprochen darauf hinweisen, dass den Reizhandlungen der Pflanze die Reflexhandlungen der niederen Tiere entsprechen, so haben sie damit nichts anderes getan, als im Prinzipe die Berechtigung, eine Pflanzenpsychologie zu begründen, zugegeben.

[1] M. Verworn, Psycho-physische Protistenstudien. Jena, 1889.

[2] Das Recht, ihn hier anzuführen, geht aus der Stelle auf S. 6 in Bd. I seiner Pflanzenphysiologie hervor, wo er sagt: die Frage, inwieweit psychische Regungen zuerkannt werden sollen, ist für die Pflanzen und die niederen Tiere in gleichem Sinne zu beantworten.

Wenn sie dabei, wie Jost[1], Oltmanns[2] oder Czapek[3], es ablehnen, trotz der Anerkennung der Reflexe bei Pflanzen, den Ausdruck Pflanzenpsyche zu gebrauchen, weil Seele nur an Bewusstsein geknüpft sein könne und zur Annahme eines solchen bei Pflanzen kein Anlass sei — so haben sie einfach die ganze Erfahrung der Psychologen gegen sich, die sich längst von dem Vorhandensein unbewusster Vorstellungen, unbewusster Assoziationen und unbewusster komplizierter Denkakte tausendfältig überzeugt haben, so dass Bewusstsein also schon längst nicht mehr zu den Kriterien seelischen Lebens zählt.

Die von den anderen Physiologen festgestellten Aktionen der Pflanze (vgl. S. 65), ihre suchenden Orientierungsbewegungen, die Bewegungen der Desmidieen, die „Unterschiedsempfindlichkeit der Plasmahäute“ in den Epidermiszellen der Laubblätter, wie sich neuerdings G. Haberlandt ausdrückt[4], die „Lenkung“ der Enzymproduktion, die bedürfnismässigen „Umstimmungen“, die ebenso bedürfnismässige Ausbildung oder Unterlassung der Ausbildung von Spaltöffnungen bei Myriophyllum, die kürzlich von A. Wagner studiert wurde[5], und zahlreiche andere derartige Erfahrungen lassen sich teilweise gar nicht als Reflexe deuten, teils gehen sie über reflektorische Reaktionen hinaus durch den in ihnen wirksamen determinierenden d. h. urteilenden Faktor. Das hat übrigens auch Czapek eingesehen, und darum bezeichnet er es einerseits für unerlässlich, ein den tierischen Reflexzentren analog tätiges Organ auch in reizbaren Pflanzenteilen aufzufinden[6], andererseits aber ist er sich darüber vollkommen klar, dass man den Reflexbegriff der Tierphysio-

[1] L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. S. 646.

[2] Fr. Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen. S. 265.

[3] F. Czapek, Weitere Beiträge z. Kennt. d. geotrop. Reizbeweg. S. 178.

[4] G. Haberlandt, Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption. (Biologisches Zentralblatt, 1907.) S. 290.

[5] A. Wagner, Über die Anpassungsfähigkeit von Myriophyllum verticillatum. (Zeitschrift f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre, 1907). Namentlich S. 350—353.

[6] Czapek, Weitere Beiträge etc., S. 180. — Auf S. 295 erklärt er übrigens: Die Spreite enthält so wie die Wurzelspitze nicht nur das „Sinnesorgan“ für den Lichtreiz, sondern auch das Reflexcentrum.

logie deswegen nicht auf die pflanzlichen Tropismen anwenden kann, da die Pflanze auch den Reizaufnahmemechanismus besitzt. Damit ist der Nagel auf den Kopf getroffen und seine eigene Reflextheorie von ihm selbst überholt, wenn er auf S. 178 seiner Studie erklärt, die Analogie zwischen pflanzlichen und tierischen Reizreaktionen sei erst bei jenen tierischen Reizantworten da, bei denen auch das nervöse Centralorgan mittätig ist![1] Mit anderen Worten: er behauptet, dass die Blütenpflanze die psychische Höhe gehirnbesitzender Tiere erreicht! Nebenbei sei hier bemerkt, dass das von ihm geforderte „Reflexcentrum", richtiger: nervöse Centrum, funktionell in den Photoplasten von Euglena, in der Kinoplasmamasse der Schwärmsporen, den Blepharocysten der pflanzlichen Spermatozoiden und den Basalkörperchen der Flimmerzellen gegeben ist.

Die Reflextheorie der pflanzlichen Reizbewegungen wird also durch die Tatsachen sowohl bei den vielzelligen Pflanzen, als durch meine Beobachtungen an Einzellern überholt und ist mit einer Theorie der Reizverwertungen als Grundbegriff einer Psychologie der Pflanze zu ergänzen.

Denn die hier mitgeteilten Untersuchungsergebnisse zwingen (ganz abgesehen davon, dass es auch in der übrigen Reizphysiologie so ist) dazu, den Begriff der Reizverwertung über den des einfachen Reflexes, der impulsiven und automatischen Bewegung, worauf Verworn und Jennings das Seelenleben der einzelligen Algen (Flagellaten) einengen möchten[2], auszudehnen.

Wenn unter Reflex mit Wundt[3] eine Bewegung verstanden wird, die auf Reizempfindungen hin bei Muskeln erfolgt und bei der „nicht irgendwelche psychische Vorgänge wirksam werden",

[1] Darum (S. 178) sieht er sich auch gezwungen, in diesem Sinne „den Sinn des Terminus ‚Reflex' etwas abzuändern" — das heisst, ihm noch mehr psychische Qualitäten zuzuerkennen, als er ohnedies besitzt, was natürlich nicht angängig ist.

[2] Vgl. Verworn, op. cit. S. 135—140.

[3] W. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele. Hamburg, 1906. IV. Aufl. S. 131.

so ist diese unpsychologische Definition ein Widerspruch in sich, da ja die Empfindung, welche den Reflex auslöst, selbst der einfachste seelische Vorgang ist, wie Wundt 18 Zeilen, bevor er die oben wiedergegebene Definition prägt, selbst behauptet. Wenn man sich jedoch um eine andere Definition der Reflexbewegungen umsieht, so behauptet die von Verworn, dass eine Reflexbewegung „eine auf einen äusseren Reiz erfolgende, einmalige mit maschinenmässiger Gesetzmässigkeit verlaufende Bewegung ist, deren unmittelbare Veranlassung ein unbewusster Willensvorgang ist“ [1].

Vergleichen wir damit die Reizverwertungen von Euglena, namentlich ihre suchenden Bewegungen im Dunklen (typische Orientierungsbewegungen), von denen auch Engelmann und Molisch sprechen, die allgemein (von Aderhold, Oltmanns, Strasburger, Pfeffer) konstatierte „Launenhaftigkeit“ der Reaktionen, die von mir tabellarisch aufgezeigte Unregelmässigkeit der Reaktion bei gleicher Reizlage sowohl bei einem als bei verschiedenen Individuen, so entfällt auch diese Definition der Reflexbewegung für die Reizbewegungen von Euglena ohne weiteres. Denn von maschinenmässiger Gesetzmässigkeit ist hier keine Rede. Auch bei der Wertung der Reflexbewegungen, die ihnen G. v. Bunge in seinem für die Tierphysiologie so massgeblich gewordenen Lehrbuch der Physiologie des Menschen [2] gibt und die richtigerweise in dem Begriff des Reflexes nicht von dessen Zweckmässigkeit abstrahiert wie Verworn (der diese Zweckmässigkeit als durch Zuchtwahl entstanden betrachtet!), sondern sie nur im Gegensatz zu willkürlichen Bewegungen, „unabhängig von der bewussten Gehirnfunktion, vom Willen und von den sekundären motorischen Bahnen“ zustande kommen lässt, kann man angesichts der Leistungen von Euglena nicht bloss von Reflexen sprechen. Denn auch hier ist es das in unseren graphischen Darstellungen des Bewegungsablaufes bei ins Dunkel geratenen Zellen so klar zutage tretende

[1] Verworn, op. cit. S. 135.

[2] G. v. Bunge, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. Bd. Leipzig, 1901. S. 188.

Streben (also das Wollen), durch immer wiederholte Versuche sich durch Kriechen und Geisselbewegungen in eine andere Sachlage zu versetzen, welches weit über die generelle und automatische Zweckmässigkeit von Reflexbewegungen, wie sie sich z. B. im Pflügerschen Wischversuch kundgibt, hinausgeht. Wenn die einzelnen Leistungen der Zelle auch mit einer Kette von Reflexen verglichen werden können, so steht ihr Gesamteffekt doch weit über dem eines geordneten Reflexes (wie es z. B. das Husten ist), denn in ihrer Kette tritt noch eine über ihnen stehende, sie benützende Autonomie der Zelle hervor, welche sie individuell variierend — entsprechend den in jedem Moment sich ändernden, auch individuell variierten Bedingungen — frei kombiniert. Dagegen äussern sich im Verhalten der Zellen bei Berührung von festen Gegenständen, teilweise auch im Verhalten gegenüber plötzlichen ausserordentlichen Reizveränderungen (direktes Sonnenlicht) wohl auch reine Reflexe.

Euglena und Polytoma (und alle tropisch reizbaren Pflanzenteile) verfügen über Reflexe und freikombinierte Reflexbewegungen und das sind: Reizverwertungen — mit dieser Erweiterung ist mir nach meinen Erfahrungen die Oltmanns-Jost-Czapeksche Reflextheorie der Tropismen wohl annehmbar. In dieser freien Kombination aber äussert sich eine den Pflanzenzellen, also in ultima analysi: dem Protoplasma innewohnende Unterscheidungsfähigkeit, welche die Zelle befähigt, zwischen den in ihr zur Vorstellung gelangenden Empfindungen jene zu wählen, welche ihrem Streben nach der Lust optimaler Lebensbedingungen näher kommen, dagegen jene zu meiden, welche die Unlust steigern.

Reizverwertung bedingt wählende, unterscheidende Fähigkeiten und hebt dadurch alle Wesen, an denen die sie anzeigenden Bewegungen sichtbar werden, endgültig über den Zweifel an ihrer psychischen Befähigung. Mit der Aufzeigung dieser Erkenntnis ist aber der eigentliche Zweck der hier mitgeteilten Untersuchungen erschöpft.

München, den 31. Dezember 1907.

Literaturverzeichnis

über Lichtsinn und Lichtsinnesorgane der Algen.

Aderhold, Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. (Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. 22. 1888.)

Balbiani, E., Les organismes unicellulaires. Les Flagellés. (Journal de Micrographie. 1882.)

Bütschli, O., Protozoa (in Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs). Bd. I. 1883.

Chmielevsky, V., Über Phototaxis und die physikalischen Eigenschaften der Kulturtropfen. (Beihefte z. botan. Centralblatt. 1904.)

Davenport, C. B.-Cannon, W. B., On the determination of the direction and rate of movement of organism by light. (Journal of physiology 1897.)

Driesch, H., Die organischen Regulationen. Leipzig, 1901.

Ehrenberg, Chr. G., Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Berlin. 1°. 1838. (Mit der vollständigen älteren Literatur.)

Elfving, Fr., Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanzen. (Öfversigt af Finsk. Soc. Fòrhandling. 1886.)

Engelmann, Th. W., Bacterium photometricum. (Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXX. 1883.)

— Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. (Pflüger's Archiv. Bd. XXIX. 1882.)

— Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Lichte. (Bot. Zeitung 1888.)

Entz, G., Studien über Protisten. Bd. I. Budapest. 4°. 1888.

Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes auf Spirogyra. (Mélanges biologiques. St. Petersburg. Bd. 6. 1867.)

— Über die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. (Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 6. 1867.)

Francé, R., Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. (Zeitschrift für wiss. Zoologe. Bd. 56. 1893.)

— Die Polytomeen. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik. 1894). Berlin. 8°. Mit 4 Tafeln.

— Das Leben der Pflanze. Bd. III. Naturgeschichte der Algen und Pilze. Stuttgart. 8°. 1907—1908.

— Experimentelle Untersuchungen über die Reizbewegungen und Lichtsinnesorgane der Algen. (Zeitschrift f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre. Bd. II. 1908.)

Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. (Botanische Zeitung. Bd. 62. 1904.)

Guignard, L., Développement et constitution des Anthérozoides. (Revue générale de Botanique. Bd. I.)

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig. 8°. 1904.

Hertwig, R., Erythropsis agilis, eine neue Protozoe. (Morphologisches Jahrbuch. Bd. X. 1884.)

Hofmeister, W., Bewegungen der Fäden von Spirogyra princeps (Vauch.) Link. (Württemberg. naturwiss. Jahresber. 1874.)

Holmes, S. J., Phototaxis in Volvox. (Biolog. Bull. of the mar. biolog. laboratory Woods Hall. Bd. 4. 1903.)

Jennings, Studies on the reactions to stimuli in unicellular organismus. 1—III. (Amer. journal of Physiology 1897 und Amer. Naturalist 1899.)

— On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata. (Journ. of Physiol. 1900.)

Jensen, P., Über den Geotropismus niederer Organismen. (Pflüger's Archiv f. d. g. Physiologie. Bd. 53. 1893.)

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena. 8°. 1904.

Klebs, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. (Untersuchungen a. d. bot. Institut zu Tübingen. Bd. I. 1883.)

— Über Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. (Biologisches Centralblatt. 1885/86.)

Klein, L., Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie d. Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. (Bericht d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. 5. 1888.)

— Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. (Jahrbücher f. wiss. Botanik. 1889.)

Kunstler, J., Recherches sur la morphologie des Flagellés. (Bulletin scientifique. 1889.)

— Les „yeux" des Infusoires flagellifères. (Journal de Micrographie. T. X.)

Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg. 8°. 1890.

— Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus d. Tiere etc. (Pflüger's Archiv. Bd. 47. 1890.)

Massart, J., Recherches sur les organismes inférieures. (Bulletin de l'Acad. Belg. Bd. 12. 1891.)

Metschnikoff, E., Zur Streitfrage über Erythropsis agilis. (Zoolog. Anzeiger. Bd. VIII. 1885.)

Molisch, H., Die Purpurbakterien, nach neuen Untersuchungen. Jena. 8°. 1907.

Oelzelt-Newin, A., Beobachtungen über das Leben der Protozoen. (Zeitschrift f. Psychologie. Bd. 41. 1906.)

Nagel, W. A., Phototaxis, Photokinesis und Unterschiedsempfindlichkeit. (Botanische Zeitung. Bd. 59. 1901.)

Oltmanns, Fr., Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. (Flora, Bd. 75. 1892.)

— Über positiven und negativen Heliotropismus. (Flora, Bd. 83. 1897.)

— Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I—II. Jena. 8°. 1905.

Overton, E., Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. (Botan. Centralblatt. Bd. XXXIX. 1889.)

Pfeffer, W., Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. (Untersuch. a. d. botan. Institut z. Tübingen. Bd. I. 1884.)

— Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. (Untersuch. a. d. botan. Institut z. Tübingen. Bd. II. 1888.)

— Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verhandl. d. Gesellschaft deutsch. Naturf.) Leipzig. 8°. 1893.

— Pflanzenphysiologie. Bd. I—II. Leipzig. 8°. 1897—1904.

Pouchet, G., Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marines. (Journal de l'anatomie et de la physiologie. Bd. XXI. 1885.)

Rothert, W., Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. (Flora. Bd. 88. 1901.)

Ryder, J. A., The Polar-differentiation of Volvox and the specialisation of possible anterior Sense-organ. (Americ. Naturalist. Bd. 23. 1889.)

Scherffel, A., Algologische Notizen. (Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft. 1907.)

Schilling, P., Die Süsswasserperidineen. (Flora. Bd. 74. 1891.)

Schwarz, Fr., Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena. (Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft. 1884.)

Senn, G., Flagellata. (Engler-Prantls Natürliche Pflanzenfamilien. I. Teil 1a.) Leipzig. 8°. 1900.

Stahl, E., Zur Biologie der Myxomyceten. (Botanische Zeitung. 1880.)

— Über den Einfluss des Lichtes auf die Bewegung der Desmidieen, nebst Bemerkungen über den richtenden Einfluss des Lichtes auf Schwärmsporen. (Verhandl. d. phys.-med. Gesellschaft in Würzburg. 1880.)

— Über Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. (Botan. Zeitung 1880.)

Strasburger, E., Die Wirkung der Wärme und des Lichtes auf Schwärmsporen. (Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. 12. 1878.)

— Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Jena. 8°. 1892.

— Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena. 8°. 1900.

Verworn, M., Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena. 8°. 1889.

— Allgemeine Physiologie. Jena. 8°. 1901.

Wager, H., On the Eye-spot and flagellum in Euglena viridis. (Journal of the Linnean Society, Zoology. Bd. XXVII. 1900.)

Wollenweber, W., Das Stigma von Haematococcus. (Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft. 1907.)

Wortmann, O., Zur Kenntnis der Reizbewegungen. (Botanische Zeitung. 1887.)

Zimmermann, A., Der Augenfleck (Stigma). (Sammelreferate a. d. Gesamtgebiet d. Zellenlehre. 10. Botan. Centralblatt. 1894.)

Zumstein, H., Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. (Jahrbücher f. wiss. Botanik. Bd. 34. 1899.)

Sach- und Autorenregister.

Anthophysa, Stigma 45.
Ästhesie, Begriff 14.
Astrogonium, Stigma 54.
Augenfleck 41.
— als Sinnesorgan 49. 51. 59.
— Wanderung 53.
Autogene Tätigkeit der Pflanze 8.
Automatizität d. Bewegungen 34.
Autonomie d. Pflanze 9.
—, psychische 69.
Bacillariaceen, Richtungsbewegungen 23.
Balbiani 48.
Basalkörperchen, als motorisches Zentrum 55.
Bechterews Seelenbegriff 70.
Beseelung d. Pflanze 17.
Betriebsenergie d. Pflanze 18.
Bewegungswahl, auf Reize 67.
Bewusstsein 15.
Blepharoplast 11, Rolle 58.
Borge, O. 65.
Borodin, J., als Pflanzenpsychologe 22.
Botrydiumschwärmer, Phototaxis 61.
Brachionus, Auge 45. 62.
Bryopsis, Schwärmer, Phototaxis 61.
Bunges Reflexdefinition 73.
Carteria, Stigma 44. 54.
Centrosoma, Rolle des 58.
Chlamydoblepharis, Stigma 54.
Chlamydomonas 40. 44. 47. 52.
— Stigma 57. 60.
Chlorangium, Stigma 54. 60.
Chlorogonium 44. 47. 52. 53. 56.
Chloroplast, Lichtempfindlichkeit 43.
Chmielevsky 24.
Choroïdea, bei Gymnodinium 49.
Chromatium, Bewegungen 61.
Chrosomonas, Stigma 57.
Chytridiumschwärmer, Phototaxis 44. 50.
Cladophora, Schwärmer 23.
— laetevirens, Stigma 50.
Colacium, Stigma 54.
Cuscuta, Chemotaxis 8.
Cyclops, Auge 62. 63.
Cylindromonas, Stigma 54.
Czapeks Reflextheorie 13. 70. 71.
Delpino, F., als Pflanzenpsychologe 22.
Desmidiaceen, Bewegungen 11. 71.
Determinierender Faktor 71.
Diaptomus, Auge 63.
Dinobryon, Stigma 45.
Ehrenberg, Chr. G., 41.
Elektion als Reizverwertung 69.
Elfvings Narkoseversuche bei Algen 65.
Empfindungen d. Pflanze 12. 13. 15.
Enchelys 31.
Engelmann, Th. W. 27. 42. 44. 49.
Entartungszustand, physiolog. 24.
Entz, G. 48.
Enzymproduktion, Lenkung 14.
Epimedium, gamotrope Bewegungen 17.
Erythropsis, Ocellen 50. 63.
Euchlanis, Auge 62.
Eudorina, Sinnespol 59.
— Stigma 44.
Euglena acus 26. 46. 53.
— Bau des Stigma 44.
— Centrosom 58.
— Chloroplast 43. 44.
Euglena, deses 26. 42. 46. 47. 55.
— feinerer Bau der Zelle 56.
— Geissel 55.
— Induktionszeit 30.
— lacustris 25. 33.
— Lichtstarre 32.
— Mundfleck 43.
— oxyuris 26. 46.
— Präsentationswerte 30.
— Reaktionsstatistik 35.
— Reflexe 76.
— reizverwertende Tätigkeit 35.
— Rückentwicklung des Stigmas 60.
— spirogyrae 26. 42. 46.
— stagnalis 25. 33. 35. 42. 46. 55.
— Suchbewegungen 30.
— Verhalten im Lichtfalle 28. 30.
— viridis 42.
— Wabenschichten 57.
Eutreptia, Stigma 54.
Famintzin, A. F., als Pflanzenpsychologe 22.
Farbiges Licht, Einfluss auf Phototaxis 33.
Fischer, A. 13.
Flimmerzellen, motorische Centren 58.
Francé, R., als Pflanzenpsychologe 19. 41. 45.
Fucus, Schwärmer, Bildung d. Augenflecks 54.
Fuligo, Umstimmung des Thermotropismus 7.
Gamotrope Bewegungen 8.
Geotropismus 7. 12.
— zureichende Definition 14.
Gleichgültigkeitszustand, physiologischer 26.
Gonium, Stigma 40.
Guignard, L. 54.
Gymnodinium, Ocelle 48.
Haberlandt, G. 15. 18. 46. 49. 57. 71.
Haematococcus, Stigma 51. 57.
Heterogene Induktion, Erklärung 70.
Höck, F., als Pflanzenpsychologe 22.
Hydrodictyon, Autonomie 65.
Indifferenzzustand 70.
Innere Reize, als rätselhafter Begriff 12.
Instinkte d. Pflanzen 12.
Irritationszustand 25.
Jennings Reflextheorie 70.
Josts Reflextheorie 14.
Karotin 45.
Kassowitz, M. 21.
Kerner, A., als Pflanzenpsychologe 11. 70.
Keuten, J. 58.
Kinoplasma 56. 57. 62.
Klebs, G. 13. 48. 57. 63.
Klein, L. 59.
Kohnstamm, O. 66.
Kontinuitätsargument 20.
Korschinsky, J. S., als Pflanzenpsychologe 22.
Kristallkörper im Stigma 47. 54.
Kunstler, J. 48. 49. 62.
Lenkung d. Enzymproduktion 14.
Lepocinclis, Phototaxis 26.
— Stigma 40. 44.
Lichtfalle 28.
Lichtperzeption, Sitz 42.
Lichtreiz als Orientierungsmittel 67.
Lichtsinnesorgane d. Pflanzen 49.
Lichtstarre 32.
Linaria, Umstimmung 11.
Linsenkörper im Stigma 47.
Loeb, J. 65.

Ludwig, F., als Pflanzenpsychologe 22.
Massart, J. 65.
Mechanistik, prinzipielles Unvermögen der 18.
Meierhofer, H., als Zeuge psychistischer Betrachtungsweise 17.
Mesocarpus 65. 66.
Molisch, H. 27. 60.
Monas vivipara, Stigma 45. 54.
Monostyla, Auge 45.
Morphästhesie 16.
Mougeotia, Lähmung der Phototaxis 65. 66.
Müller, H., als Pflanzenpsychologe 22.
Mundfleck 43. 49. 51.
— Rolle des 51.
Myriophyllum, direkte Anpassungen 71.
Myxamöben, Empfindung d. 12.
Narkose bei Algen 65. 70.
Navicula, Phototaxis 23, 42.
Nitzschia, Phototaxis 23.
Noll, F. 12.
Notommata, Auge 62.
Ocellus 50.
Oedogonium, Schwärmer, Phototaxis 23. 58.
Oedogonium, Stigma d. Schwärmer 57.
Oels 8.
Oltmanns, F. 6. 11. 13. 51. 65. 66. 70.
Oelzelt-Newin, A., als Pflanzenpsychologe 65.
Ophryoglena, Ocelle 64.
Orientierungsbewegungen 10. 69. 73.
Overton, 45. 50. 54. 59.
Pandorina, Stigma 44. 47. 48. 51. 59. 64.
Paramaecium Bursaria, Phototaxis 42.
Paramylonbildung 25. 47. 56.
Pediastrum, autonome Cönobienbildung 65.
Peranema, Stigma 44.
Perzeption d. Strahlenrichtung 29. 50.
Perzeptions-Apparat v. Euglena 41.
Perzeptionsstellung v. Euglena 51. 62.
Pfeffer, W., 5. 9. 18. 65. 70.
Pflügerscher Wischversuch 74.
Phacotus, Stigma 54. 57.
Phacus, Stigma 26. 40. 44.
Philodina, Auge 62.
Photokinesis v. Euglena 39.
Photometrie v. Volvox 13.
Photophilie 37.
Photophobie v. Polytoma 37.
Photoplast v. Euglena 50. 55. 62. 72.
Pigmentbecher v. Euglena 46.
Pigmentosa des Stigmas 47. 49. 52. 53. 62.
Polycelis, Auge 63.
Polyphagus, Phototaxis der Schwärmer 44.
Polytoma Bau des Augenflecks 46. 47.
— Induktionszeit 30.
— Lichtstarre 32.
— ocellata, Stigma 48. 51.
— Präsentationswerte 30.
— Reaktionsstatistik 35.
— Suchbewegungen 31.
— Thigmotaxis 30.
— Uvella 23. 33.
— Verhalten in Lichtfalle 28.
Pouchet, G. 48. 49.
Psyche d. Pflanzen 14. 15.
—, nicht mystisch 21.
Psychische Energie 20.
—s Prinzip 21.
Pteromonas, Stigma 54.
Purpurbakterien, Photokinesis 39.
Rädertiere, Bau der Augen 45.
Reaktionsstatistik 35.
Reflexbewegungen d. Pflanzen 14. 70.
Reflexcentrum bei Algen 72.
Reflexe, kombinierte 40.
Reflexe von Euglena 74.
Reflexe von Polytoma 74.
Reflextheorie in der Botanik 13. 72. 74.
Regulationen als Reizverwertungen 69.
Reinke, J. 69.
Reizantworten, ateleologische 37.
Reizverwertung als psychischer Begriff 74.
—, Definition 19. 67.
—, heliotropische von Euglena und Polytoma 32. 40. 41.
Retinafunktion der Pigmentosa 44.
Rhodospirillum, Schreckbewegung 61.
Richtungsbewegungen 39.
Rothert, G. 6. 24. 65.
Roux, W. 21.
Ryder, J. A. 59.
Saprolegnia-Schwärmsporen, Phototaxis 12.
Sauerstoffbedürfnis als Reizquelle 38.
Scherffel, A. 59.
Schmitz 54.
Schreckbewegung. v. Algenschwärmsporen 61.
— von Purpurbakterien 29. 61.
Schwärmsporen, Umstimmung 8.
Schwerkraftsreize, Wettbewerb mit Lichtreizen 38.
Sehpurpur 45.
Selbststeuerung 9.
— Erklärung durch Psyche 19.
Senn, G. 50. 56.
Sinnespol von Volvox 59.
Smalian, K., als Pflanzenpsychologe 22.
Sphaerella 45.
Spirogyra 13. 57.
Spondylomorum, Stigma 47.
Stahl, F. 36.
Stange, B. 12. 65.
Stephanops, Auge 62.
Stigma als Stoffwechselprodukt 54.
—, feinerer Bau und Funktion 41. 49. 51.
—, Funktion 64.
—, funktionelle Hypertrophie 59.
Stimmung der Algen 34.
Strasburger, E. 11. 49. 50. 51. 53. 57. 58. 61.
Suchbewegungen 28. 30. 73.
Synura, Stigma 45.
Taliev, V. J., als Pflanzenpsychologe 22.
Tastbewegungen der Ranken 17.
Teleologie, spezifische 33.
Temperatur, Perzeption durch das Stigma 49. 51.
Thermische Reize 38.
Thigmotaktische Reaktionen von Polytoma 30.
Trachelomonas, Phototaxis 26.
— Stigma 40. 44. 54.
Tropismentheorie, Kritik 4. 74.
Ulothrix-Schwärmsporen, Phototaxis 23. 30. 60.
Umstimmung d. Pflanzen 8. 31. 38. 41. 49.
Unterscheidungsvermögen d. Pflanzen 13.
Unterschiedsempfindlichkeit d. Pflanzen 29.
Vallisneria, Zwecktätigkeit 11.
Vaucheria-Schwärmsporen, Phototaxis 58.
Verworn, M. 31. 66. 70.
— Reflexdefinition 72.
Volvox, Phototaxis und Stigma 44. 45. 54. 59. 66.
— Sinnespol 59.
— Unterscheidungsvermögen 13. 50.
Vorzeichen der Tropismen 70.
Wager, H. 55.
Wagner, A., als Pflanzenpsychologe 22. 69.
Wahlvermögen der Pflanzen 17.
Webersches Gesetz bei Pflanzen 65. 70.
Wollenweber, W. 57.
Wundtsche Reflexdefinition 72.
Zimmermann, A. 54.
Zumstein, H. 25.
Zwecktätigkeit der Pflanzen 20.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Suchbewegungen von Polytoma Uvella.

„ 2—3. Phototaktische Reaktionen von Polytoma Uvella im Lichtspalt.

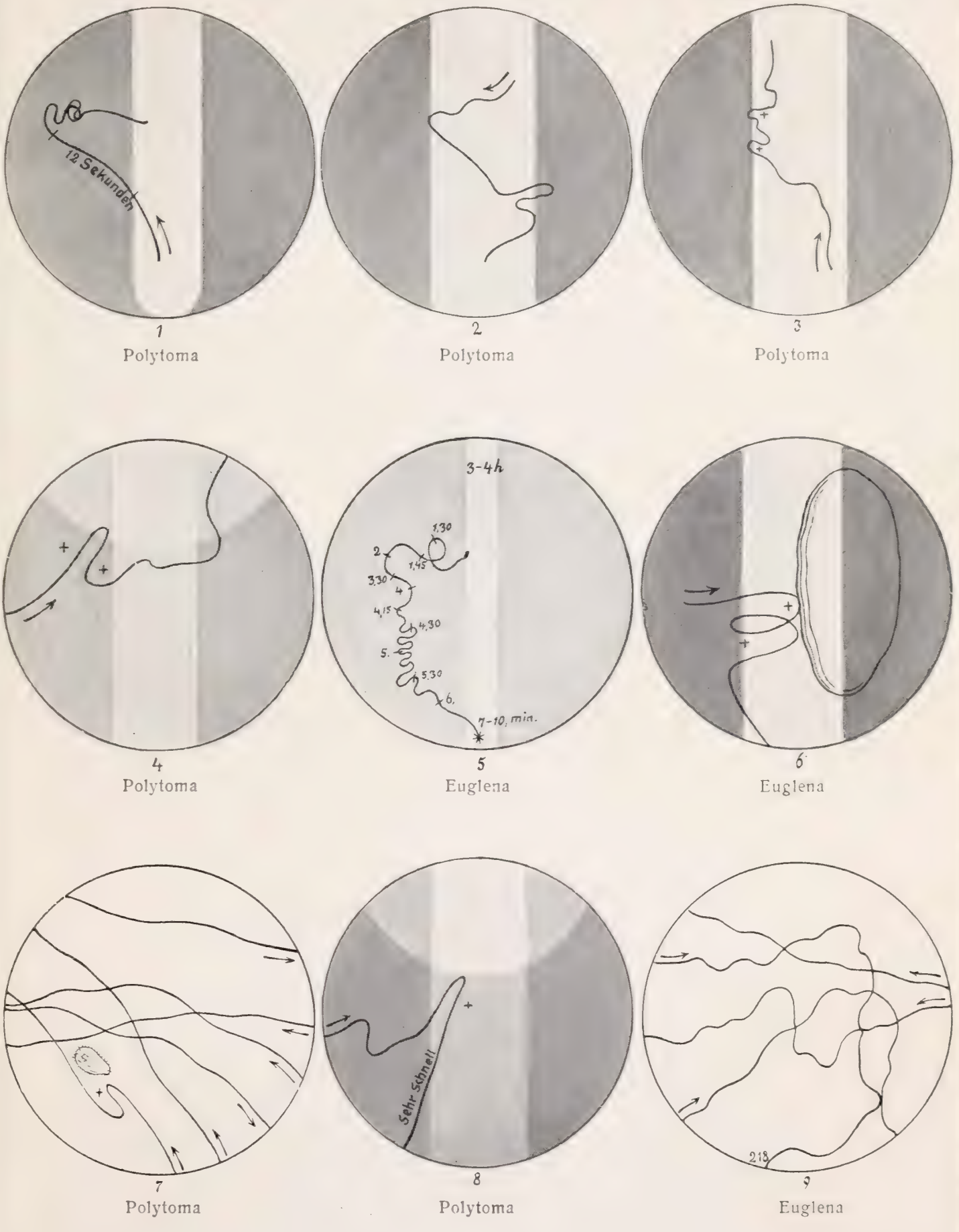
„ 4. Phototaktische Reaktion von Polytoma auf direktes Sonnenlicht.

„ 5—6. Phototaktische Reaktionen von Euglena stagnalis. 5 = Suchbewegungen der kriechenden Form. Die Zahlen geben Minuten und Sekunden an, die seit Beginn der Beobachtung verflossen sind. * = Drehungen an einem Ort. 6 = Kombination photo- und thigmotaktischer Reaktion auf Dunkelheit und Berührung einer Luftblase. (Macht den Eindruck reiner Reflexwirkung).

„ 7. Normalbewegungen von Polytoma Uvella. Bei * ist das Individuum vor einem ihm begegnenden Wimperinfusor zurückgesprungen.

„ 8. Stimmungswechsel von Polytoma, durch direktes Sonnenlicht hervorgerufen.

„ 9. Normalbewegung von Euglena stagnalis. Die Zahl gibt Minuten und Sekunden an.



1 Polytoma

2 Polytoma

3 Polytoma

4 Polytoma

5 Euglena

6 Euglena

7 Polytoma

8 Polytoma

9 Euglena

Francé, Lichtsinnesorgane

Das Hauptwerk von **R. H. Francé** über seine **Theorie der Pflanzenpsychologie** ist:

R. H. Francé

Das Leben der Pflanze.

Stuttgart, Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde

—— Geschäftsstelle: Franckh'sche Verlagshandlung. ——

8°. Seit 1905 im Erscheinen.

Abteilung I:

Das Pflanzenleben Deutschlands und der Nachbarländer

ist bereits erschienen und in zwei eleg. Halbfranz-Bänden oder 26 Lieferungen à M 1.— zu beziehen. **(Auch in Monatsraten.)**

———— Mit etwa 350 Abbildungen, ————
50 Tafeln und Karten in Schwarz- und Farbendruck.

Das Werk ist ein gemeinverständlich, doch wissenschaftlich gehaltenes Handbuch der modernen Botanik, das die pflanzenpsychologische Hypothese auf das Gesamtgebiet des Pflanzenlebens anwendet.

Über das Werk urteilen 150 Fachgelehrte, Zeitschriften und Zeitungen lobend, darunter:

Prof. Dr. M. Büsgen im Botanischen Zentralblatt:

„. . . Herr Francé verfügt in hohem Masse über das Talent anschaulicher Darstellung und weiss auch theoretische Betrachtungen für das grosse Publikum annehmbar zu gestalten . . . Die Ausstattung des Werkes ist sehr ansprechend, und die Abbildungen sind grösstenteils neu und interessant. Da Verfasser ausserdem mit gutem Blick für die Natur und ausgebreiteter Kenntnis der ökologischen Literatur ein massvolles Urteil verbindet, darf sein Buch als ein wertvolles Mittel zur Förderung des Interesses für die Ergebnisse und Ziele der modernen Botanik empfohlen werden."

Prof. Dr. O. Schmeil in der „Deutschen Schule":

„. . . Für den Verfasser ist die Pflanze nicht etwa ein totes Objekt, wie man es früher in der Schule beschrieb, und wie es uns immer noch in zahlreichen „wissenschaftlichen" Lehrbüchern der Botanik entgegentritt, sondern ein lebendes Wesen, wie Tier und Mensch es sind. In diesem Punkte liegt besonders die grosse Bedeutung des Werkes für die Schule und ihre Lehrer. Francé weiss den Fortschritt, der mit der „biologischen Darstellungsweise" verknüpft ist, wohl zu schätzen. Ja er hofft sogar,

dass die angebahnte Reform des naturkundlichen Unterrichts „unser öffentliches Leben binnen einer Generation mit neuem Geiste erfüllen wird."

Dass Francé die Summe der Lebenstätigkeiten als „Seele", die Pflanzen also als „beseelte Wesen" auffasst, hat man ihm, mit seinem gesamten natur-philosophischen Standpunkte unzufrieden, mehrfach zum Vorwurfe gemacht. Obgleich Referent dem Verfasser gleichfalls nicht überallhin zu folgen vermag und in vielen Stücken skeptischer ist als er — auf Einzelheiten einzugehen, ist hier nicht der Ort, — so kann er sich jenem Vorwurfe doch nicht anschliessen. Francé gibt hier — wenn ich so sagen darf — sein naturwissenschaftliches Glaubensbekenntnis mit der Offenheit, die sich für einen Mann geziemt, und an keiner Stelle seines Werkes habe ich gefunden, dass er von dem Leser verlangt, ihm in allen Punkten ohne weiteres beizustimmen. Im Gegenteil, er will den Leser anregen, über die Erscheinungen der Natur nachzudenken und selbst zu forschen, um sich eine eigene Weltanschauung zu bilden. Und dieses Streben verdient sicher dieselbe Anerkennung wie die hervorragende Kunst, durch die er der grossen Masse der Gebildeten die Schätze seiner Fachwissenschaft zu erschliessen versteht."

Dr. K. G. Lutz, Vorstand des Lehrervereins für Naturkunde:

„... Es eignet sich insbesondere auch für den Lehrer."

Prof. Dr. O. Zacharias:

„Um ein solches Buch zu schreiben, dazu gehört nicht bloss eine ausgezeichnete Fachkenntnis des ganzen botanischen Gebietes, sondern auch eine viel seltener zu findende Eigenschaft, nämlich die Gabe, anziehend darzustellen und den Gegenstand so zu behandeln, dass etwas von dessen Leben auch in das Schriftwerk übergeht. Man mag ein Kapitel in diesem Buche aufschlagen, welches man wolle — alles ist mit gleicher Sorgfältigkeit und mit der gleichen Schilderungskunst behandelt, ohne welche auf diesem Lehrgebiete nichts zu erreichen ist."

Dr. P. Beckmann in der „Naturwiss. Wochenschrift":

„Es enthält viele interessante Beobachtungen, die sich in Kerners Pflanzenleben nicht finden, und es kann nur jedem Naturfreund und Fachmann auf das wärmste empfohlen werden."

Band III, enthaltend die Naturgeschichte der Algen, Pilze, Flechten und Moose, ist im Erscheinen und bis Ende 1908 vollendet.

Dieser Band bildet den ersten der II. Abteilung:

Floristische Lebensbilder,

die in 39 Lieferungen à M 1.— oder 6 Halbbänden à M 6.50 oder 3 Halbfranzbänden à M 15.— bezogen werden kann.

Probehefte zur Ansicht durch alle Buchhandlungen.

New York Botanical Garden Library
QK565 .F68 gen
France, Raoul Heinr/Die Lichtsinnesorgan
3 5185 00107 3079